АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXX

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1945 ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXX

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1945 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. *В. Л. КОМАРОВ, Л. И. КУРСАНОВ,*
С. Ю. ЛИПШИЦ, акад. *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ,*
Е. И. ШТЕЙНБЕРГ

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

Н. С. Воронин

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПЕРИЦИКЛА В КОРНЯХ РАСТЕНИЙ

(Получено 17. I. 1945)

Как известно, перицикл корневой стели имеет весьма важное значение. Естественно, что деятельность перицикла была давно освещена в ряде солидных монографий [21, 17, 18, 13]. В этих и в других работах было установлено единообразие деятельности перицикла в корнях семенных растений. Именно на доказательство единообразия были употреблены основные усилия школы Ван Тигема. Но хотя на первом плане стоял показ этого единообразия, работы школы Ван Тигема содержат богатейший материал по различным типам перицикла, не использованный в дальнейшем при установлении эволюции анатомических структур. Выяснение же эволюционного значения различных типов перицикла корневой стели может пролить свет вообще на эволюцию корня и корневой стели. Не имея в настоящее время возможности произвести самостоятельный просмотр многих, к тому же часто экзотических видов, я попытался в предлагаемой работе собрать уже имеющиеся в литературе данные о различных типах перицикла и произвести оценку этих типов с задачей установления путей эволюции перицикла.

Впервые Г. фон Моль (H. von Mohl, 1831 [1]) отметил паренхимные клетки на поверхности центрального тела корня. Нэгели и Лейтгеб (Nägeli u. Leitgeb, 1868) указали на заложение боковых корней в этом слое и на то, что эти клетки располагаются в один или несколько слоев.

Моро (Morot [13]), резюмируя в своей монографии все накопленные до того данные, дает следующие типы перицикла в корнях:

1. Однородный перицикл, подразделяющийся на простой (однослойный) и многослойный перициклы. Переходный между ними тип — перицикл неодинаковой мощности.
2. Неоднородный перицикл.
3. Неполный перицикл.

Особо Моро выделяет отмеченный Ван Тигемом случай отсутствия перицикла в очень тонких корешках *Pontederia crassipes*.

В позднейших статьях и учебниках мы не встречаем классификаций типов перицикла. В учебниках или дается описание одного типичного однослойного перицикла, или параллельно дается изображение многослойного перицикла, но эта особенность не отмечается [1, 2, 11], или только упоминается, что перицикл в корнях может быть многослойным [3, 5] [2].

Перечислим типы перицикла корневой стели, еще не приступившего к образованию вторичных меристем [3], и затем разберемся в эволюционной значимости этих типов:

---

[1] Данные о Г. фон Моле, Нэгели и Лейтгебе я излагаю по Моро [13], стр. 220.

[2] Разумеется, я не собираюсь оценивать названные руководства с точки зрения методики.

[3] Я избегаю определений «первичное строение» и «вторичное строение» корня, так как «типичное» первичное строение метафизически установлено изучением корней однодольных, где деятельность камбия заглохла, а следовательно, весь этот «тип» — является уклонным. В корнях же двудольных нельзя резко отделить «первичную» и «вторичную» стадии развития, так как различные ткани проходят их не в одно и то же время.

1. Перицикл однослойный вокруг всей стели (наиболее распространенный тип).

2. Перицикл двуслойный или многослойный против ребер протоксилемы, однослойный против протофлоэмы (довольно распространеный тип, например у *Leguminosae*).

3. Перицикл однослойный против протоксилемы, дву-, многослойный против протофлоэмы (редкий тип, например у *Elaeagnus tenuiflora*, *Ficus Abeli*).

4. Перицикл многослойный вокруг стели, но большей мощности против протоксилемы (например у *Juglans*).

5. Перицикл многослойный вокруг всей стели, но большей мощности против протофлоэмы (например у *Morus Moretti*).

6. Перицикл более или менее многослойный вокруг всей стели.

7. Перицикл однослойный, прерванный против протоксилемы (например у *Gramineae* и ряда других близких семейств).

8. Перицикл однослойный, прерванный против протофлоэмы (например у *Potamogeton*, *Najas*).

9. Склерифицирующийся перицикл (например у *Cynodon*).

10. Перицикл, развивающий вместилища экскретов (например у *Umbelliferae*).

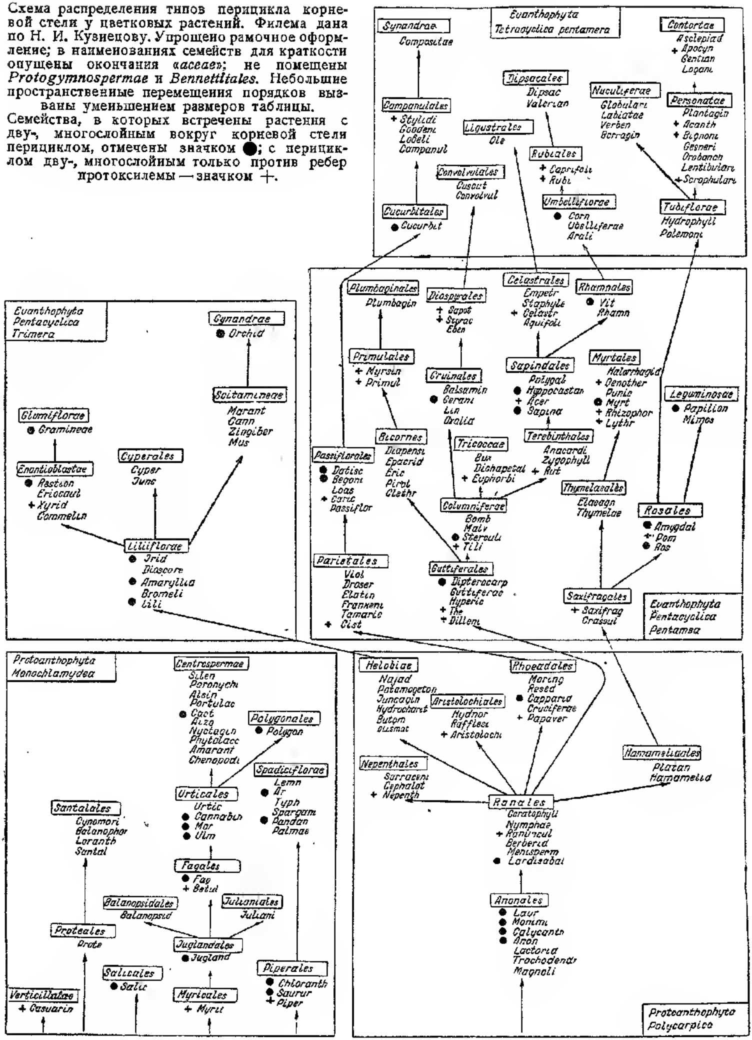
Я не ввожу особо перицикл типа драцены, так как он представляет явно вторичное приспособление. Так, у *Beta* перицикл вначале однослоен (тип 1) и уже затем переходит к образованию проводящих тканей. По-другому обстоит дело с многослойным перициклом, так как по литературным данным часто нельзя решить, имеем ли мы дело со вторичным изменением первично однослойного перицикла или же эта многослойность возникла в точке роста. Несомненно, что эти случаи нередко смешиваются, но для их разграничения большей частью нет литературных данных.

Из перечисленных типов первый считается «центральным», около которого группируются остальные типы. В настоящей статье я стремлюсь к выяснению эволюционного значения других, более редко встречающихся типов перицикла: являются ли они производными «центрального» типа или же (что особенно интересно) его предшественниками.

К решению этой задачи можно подойти различными методами. Однако выбранный мною метод, как мне кажется, имеет ряд преимуществ. Именно, я попытался проследить распределение наиболее интересных типов перицикла по филеме цветковых растений. Можно было бы возразить, что современные филемы цветковых растений слишком еще несовершенны и принципиально различны между собой у различных авторов. Не будут ли наши построения при таком состоянии систематики обесценены случайностью выбора филемы и несомненным наличием ошибок в последней? Я считаю филему цветковых разработанной настолько, что она, наконец, может служить анатомии растений, развиваясь в тесной взаимосвязи с последней. Подчеркну, что совершенно не безразлично, конечно, какая филема выбрана. Относительно этого пункта я могу только отослать к ответу Б. М. Козо-Полянского С. О. Иллнчевскому ([4] стр. 226): «Чтобы избежать порочного круга в рассуждениях, необходимо дать себе ясный и принципиальный отчет в целесообразности выбора той или иной филемы». Выбранная мною филема, разработанная Н. И. Кузнецовым [6], по моему мнению, обладает крупными достоинствами. Следующее принципиальное возражение против избранного мною метода может быть таково, что древность группы не указывает на древность признаков, которыми обладает данная группа ([23] стр. 320—321). Но все дело заключается в том, что необходимо рассматривать распределение признаков по

Схема распределения типов перицикла корневой стели у цветковых растений. Филема дана по Н. И. Кузнецову. Упрощено рамочное оформление; в наименованиях семейств для краткости опущены окончания «aceae»; не помещены *Protogymnospermae* и *Bennettitales*. Небольшие пространственные перемещения порядков вызваны уменьшением размеров таблицы.

Семейства, в которых встречены растения с дву-, многослойным вокруг корневой стели перициклом, отмечены значком ●; с перициклом дву-, многослойным только против ребер протоксилемы — значком +.



всей филеме, а не у отдельных групп; при таком методе указанное возражение должно отпасть.

Строение корней более однообразно по сравнению со строением надземных органов (в связи с однообразными условиями существования), в точке роста не осложняется образованием боковых придатков, и вообще эволюция корня идет более плавно, нежели эволюция надземных органов; поэтому и картина распределения типов перицикла по филеме достаточно отчетлива (см. схему), если принять во внимание отрывочность сведений (по одному — несколько растений, о которых найдены литературные данные, от семейства) и неодинаковость темпа эволюции в различных ветвях филемы.

Заметно, что растения, обладающие многослойным перициклом, более сосредоточены в основании филемы. Подавляющее большинство исходных семейств содержит растения с многослойным перициклом корневой стели. Проследим отдельные ветви филемы:

1. У *Monochlamydeae* большинство исходных семейств имеет перицикл многослойный вокруг всей стели или только против протоксилемы. Многослойный перицикл встречается здесь у большого числа видов (что не показано на схеме) и часто очень мощный (например, у *Juglans* в 8—10 слоев клеток, у *Humulus Lupulus* в 2—5, у *Castanea vulgaris* в 2—4 слоя и т. д.). Далее, в двух линиях развития (*Juglandales* — *Centrospermae* и *Piperales* — *Spadiciflorae*) можно видеть постепенное исчезновение многослойного перицикла. Особенно отчетливо это видно в первой линии развития: в то время как в порядках *Juglandales*, *Fagales*, *Urticales* очень много видов имеет мощный многослойный перицикл, в порядках *Centrospermae* и *Polygonales* многослойный перицикл встречается как исключение; так, среди *Polygonales* лишь у *Rheum acuminatum* и только толстые корни имеют перицикл многослойный вокруг всей стели, а у других видов *Rheum* встречается перицикл двуслойный против протоксилемы. *Balanopsidaceae* и *Julianiaceae* — уклонные семейства (кстати, о перицикле *Julianiaceae* сведений не найдено).

2. Среди *Polycarpicae* резко выделяется порядок *Anonales*. О типе перицикла у *Lactoridaceae* и *Trochodendraceae* нет сведений, но весьма вероятно нахождение у них многослойного перицикла, как и у *Magnoliaceae*, для которых найдены сведения лишь о *Magnolia grandiflora* ([21] стр. 121—122; большинство сведений взято вообще из этой замечательной работы). Сем. *Monimiaceae*, как, далее, и сем. *Lardisabalaceae*, внесены в филему на основании указаний Кузнецова в тексте книги ([6] стр. 279 и 299). Редкость многослойного перицикла в остальных порядках *Polycarpicae* можно, на мой взгляд, объяснить следующими обстоятельствами. Во-первых, у некоторых семейств можно ожидать нахождение многослойного перицикла, так как имеются сведения лишь об 1—2 представителях (*Menispermaceae*, *Berberidaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*). У *Ranunculaceae*, подробно изученных Марие (Marié [12]), трудно ожидать многослойный перицикл вокруг стели. Во-вторых, много семейств из *Polycarpicae* содержит сильно специализированные, часто редуцированные формы (водные, паразитные). Замечательно, что среди форм с многослойным перициклом, если я не ошибаюсь, совсем нет водных и паразитных растений.

Интересно, что в порядке *Rhoeadales* многослойный (вокруг всей стели или отчасти) перицикл встречен в первичных семействах (см. схему родства у Кузнецова [6], стр. 346).

В итоге мы опять видим среди *Polycarpicae* ясную картину постепенного исчезновения многослойного перицикла по мере эволюции.

3. Среди *Pentacyclica trimera* многослойным перициклом обладают как первичные, так и вторичные семейства. Но у *Gramineae* и *Orchi-*

daceae перицикл первично однослоен и впоследствии склерифицируется [13, 20]. Уже сам Моро [13] относит этот тип к последующим изменениям в перицикле. Может быть, тот же вторично многослойный перицикл имеется и у *Elegia deusta* ([21] стр. 303). На эту мысль наталкивает общее сходство сем. *Restionaceae* с сем. *Gramineae*.

В пор. *Liliiflorae* многослойный перицикл встречен не только в трех семействах, но также в одном семействе в разных подсемействах [13, 20, 21]. Если рассматривать однодольные, то бросается в глаза, что их древние порядки (*Liliiflorae*, *Spadiciflorae*) обладают многослойным перициклом. Опять налицо картина постепенного исчезновения многослойного перицикла.

4. *Pentacyclica pentamera* представляет собой, как указывает сам Кузнецов ([6] стр. 414), самую трудную в филогенетическом отношении группу. Эта группа пестра и по распределению типов перицикла, хотя для многих порядков и семейств характерен определенный тип перицикла (*Rosales* — *Leguminosae*, *Bicornes* и т. д.). Внутри семейств перицикл многослойный вокруг всей стели встречается большей частью у одного, реже у 2-3 представителей, т. е. гораздо реже, чем в группах *Protoanthophyta*.

5. Среди *Tetracyclica pentamera* перицикл многослойный вокруг всей стели встречен лишь как исключение у *Sicyos angulatus* из *Cucurbitaceae* (...«перицикл простой, иногда двойной»... [21] стр. 258—261) и у *Griselinia litoralis* (*Cornaceae*), у которой: ...«перицикл тройной, иногда двойной против ксилемы; двойной, иногда простой против флоэмы» ([21] стр. 223—224). Как известно, двойной, даже тройной ([21] стр. 219—222) перицикл имеется у *Umbelliferae* и *Araliaceae*, но перицикл здесь первично однослоен и уже впоследствии клетки его делятся, образуя смоляные ходы [17, 18, 19]. Можно думать, что здесь наиболее энергичная меристема — перицикл — обслуживается особой экскреторной системой и это вторичное приспособление является признаком высокой организации (см. Фрай-Вислинг [10]).

Беря всю схему в целом, мы прослеживаем постепенное исчезновение многослойного перицикла по мере восхождения от *Protoanthophyta* к высшим порядкам цветковых растений.

В дополнение к изложенному приведу некоторые данные о перицикле корневой стели у голосеменных. Все ныне живущие группы голосеменных, т. е. саговники, гинкго, хвойные и хвойниковые, имеют многочисленных представителей с многослойным перициклом корневой стели. У саговниковых перицикл достигает большой мощности: до 4 и более слоев клеток у *Cycas circinalis* ([21] стр. 357), до 5-6 слоев у *Zamia aquifolia* и *Cycas Riuminiana* ([13] стр. 230). У *Ginkgo biloba* перицикл имеет 8—10 слоев клеток ([21] стр. 348—349). Среди хвойниковых *Ephedra distachya* обладает ([13] стр. 230) двуслойным перициклом (Ван Тигем указывает один слой). По данным Ван Тигема [21], Нэлля (Noelle [14]) и Страсбургера (Strassburger [16], стр. 259 и далее) все семейства хвойных (беру их объем по А. В. Ярмоленко [9], стр. 49), кроме *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, имеют в корнях перицикл многослойный вокруг всей стели, часто большой мощности. У *Cupressaceae* встречается перицикл двуслойный против ксилемы.

Итак, очень многие голосеменные и архаичные покрытосеменные обладают многослойным перициклом корневой стели. Такой тип перицикла свойствен и некоторым высокоразвитым покрытосеменным, но все же значительно меньшему их числу. Легко прослеживается исчезновение многослойного перицикла по мере движения вверх по филеме. Медленнее исчезает перицикл многослойный только против протоксилемы (об этом см. ниже). Исходя из всего этого, должно принять, что многослойный вокруг всей стели корня перицикл у цветковых представляет древний тип перицикла, а обычный однослойный перицикл следует считать производным от него. Это положение должно быть принято независимо от признания или непризнания моих попыток его объяснения.

Объяснение следует искать в общем направлении эволюции корня, которая мне представляется в следующем виде. Оговорюсь, что здесь я отвлекаюсь от второстепенных функций корня (механической и запасающей) и беру только функцию водоснабжения. Путь, проходимый водою в корне, можно разделить на три неравных отрезка: всасывание воды поверхностными клетками, проведение воды от этих клеток до ксилемы и подъем вверх по ксилеме. Из этих трех отрезков второй отрезок, т. е. путь от поглощающей ткани до протоксилемы, в своей эволюции захватил наибольшее число первичных тканей, в том числе и перицикл. Исходным пунктом нашего рассуждения нужно взять побег *Rhynia* или подземный побег *Asteroxylon* ([23] стр. 71, 116; [8] стр. 185—186; ср. также [7] стр. 129), имеющий эндархный столб ксилемы, окруженной непрерывным чехлом «флоэмы». Можно думать, что эндархная ксилема постепенно перешла в экзархную в связи с необходимостью поставить первые трахеиды в благоприятное отношение ко всасываемой воде. И это не является узким приспособлением растения на ранних стадиях онтогенеза: от стадии проростка и до смерти растения вся всасываемая вода попадает в гадром через протоксилему. В то же время непрерывный чехол флоэмы, представляющий большую помеху прохождению воды, расчленяется на отдельные ленты, идущие вдоль столба ксилемы. Интересно, что в корнях плаунов и некоторых других споровых ленты протофлоэмы развиваются между ребрами ксилемы, а потом образуется непрерывный чехол флоэмы ([15] стр. 129 и рис. 29 и 341). В этом можно видеть промежуточный тип, т. е. возможно, что вначале между ребрами протоксилемы локализировалась протофлоэма.

Одновременно с расчленением флоэмы на ленты протоксилема выдвигается в промежутки между этими лентами. Так возникает характерная «актиностель» корня, которая ничего общего не имеет с актиностелью стебля. Оба типа актиностели имеют чисто поверхностное сходство лишь на поперечных разрезах и возникли в различных органах по совершенно различным причинам (о возникновении актиностели стебля см., например, [23] стр. 77—78 и рис. 28). Несмотря на это, разделение актиностели не проводится.

В полном согласии с этим общим направлением эволюции корня — расположением ксилемы ближе к источнику воды — стоит и эволюция перицикла корневой стели. К сожалению, мы не имеем данных о перицикле в корнях ископаемых растений и принуждены в качестве исходного пункта взять голосеменные и древние покрытосеменные, имеющие в корнях перицикл многослойный вокруг всей стели. Указанное выше упрощение перицикла можно считать приспособлением к легчайшему проникновению воды из первичной коры в ксилему, тем более, что клетки перицикла в зоне всасывания представляют меристему и, следовательно, немалую помеху прохождению воды.

Намеченное направление эволюции перицикла подтверждается наличием у некоторых однодольных, потерявших способность ко вторичному утолщению, прерванного перицикла. Перицикл прерван против протоксилемы у растений из семейств *Gramineae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Centrolepidaceae, Xyridaceae* и против протофлоэмы — у *Potamogeton, Najas, Zostera, Vallisneria* ([20] стр. 93, 21, 13 и др.). У всех этих растений перицикл имеет только одну функцию — корнеобразование, для выполнения которой не нужен сплошной перицикл. В первой группе корнеобразование переносится в перицикл, лежащий против флоэмы, а в перицикле развиваются первые сосуды, максимально приближенные к источнику воды. Следовательно, строго говоря, мы имеем здесь не прерванный, а «неоднородный» в смысле Моро перицикл. Во второй группе исключительно водных растений приближение сосудов к воде не представляет насущной потребности и перицикл просто редуцирован против флоэмы за ненадобностью. Можно считать оба типа прерванного перицикла производными однослойного.

Остается непонятным, почему многослойный перицикл задерживается долее всего именно против ребер протоксилемы. Объяснению может помочь подсчет данных, взятых из монографии Ван Тигема и Дульо [21]. Для избежания субъективности учтены все виды двудольных, данные о которых даются в тексте. Хотя данные не всегда сравнимы и результат подсчета не претендует на большую точность, все же картина связи разбираемого явления с корнерождением достаточно отчетлива.

Корнерождение	Перицикл		
	1	2	3
	однослойный вокруг всей стели	двуствольный только против ребер протоксилемы	многослойный, большей мощности против протоксилемы
Против ребер протоксилемы	98	81	10
Сбоку от ребер протоксилемы	Большое число видов	8	4

Как видно, преобладает однослойный перицикл: большинство двудольных достигло в этом отношении высокой степени развития. Несмотря на это, если корешки возникают против ребер протоксилемы, перицикл в половине случаев увеличивает число своих клеток против ребер протоксилемы. С другой стороны, растения с перициклом такого типа (2 и 3-й столбцы) в подавляющем большинстве случаев образуют боковые корешки против ребер протоксилемы. Такого рода соотношения прослеживаются достаточно легко внутри некоторых семейств (*Cistaceae, Dipterocarpaceae, Meliaceae, Myrsinaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Saxifragaceae*), внутри рода и вида (*Acanthus, Aristolochia, Sambucus, Scrophularia, Viburnum*), даже у одной особи, так, например, у *Aristolochia Clematitis* ([21], стр. 111—113) корни, образующие корешки против ребер протоксилемы, имеют здесь двуслойный перицикл; если же корешки возникают сбоку от ксилемы (в корнях той же особи), то перицикл однослоен. Причина требует исследования.

Выводы

1. В работе, на основе литературных данных, анализируется распределение типов перицикла корневой стели по филеме цветковых растений и устанавливается эволюционное значение этих типов перицикла.

2. Сосредоточение многослойного вокруг корневой стели перицикла внизу и исчезновение вверху филемы, частота и мощность у голосеменных говорят за примитивность этого типа перицикла.

3. Объяснение упрощения перицикла в процессе эволюции можно искать в приспособлении к более легкому проникновению воды в ксилему корня, что представляет одну сторону общей направленности эволюции корня. Результатом приближения протоксилемы к источнику воды можно считать и возникновение актиностели корня с расчленением сплошного чехла на отдельные ленты, лежащие между выдвинувшимися ребрами протоксилемы.

4. Актиностели корня и стебля имеют чисто внешнее сходство на поперечном разрезе и глубоко отличаются по возникновению и строению. Необходимо ввести новый термин.

5. Многослойный перицикл в корне длительнее всего задерживается против ребер протоксилемы, если здесь возникают боковые корешки. Какова природа этой связи, подлежит исследованию.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Александров В. Г., Анатомия растений, 1937.— [2] Бородин И. П., Курс анатомии растений, 1938.— [3] Жуковский П. М., Ботаника, 1938.— [4] Козо-Полянский Б. М., Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения, 1937.— [5] Крашенинников Ф. Н., Лекции по анатомии растений, 1937.— [6] Кузнецов Н. И., Введение в систематику цветковых растений, 1936.— [7] Мейер К. И., Происхождение наземной растительности, 1936.— [8] Скотт Д., Эволюция растительного мира. 1927.— [9] Ярмоленко А. В., Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных, Сов. ботаника, 6, 1933.— [10] Frey-Wyssling A., Die Stoffausscheidung d. höheren Pflanzen, 1935.— [11] Haberlandt G., Physiologische Pflanzenanatomie, 6 Aufl., 1924.— [12] Marié P., Recherches sur la structure des Renonculacées. Ann. d. Sc. nat., Sér. 6, T. XX., 1885.— [13] Morot L., Rech. sur le péricycle ou couche périph. du cylindre centr. chez les Phanérogames, Ann. d. sc. nat., Sér. 6, T. XX, 1885.— [14] Noelle W., Studien zur vergleich. Anat. u. Morph. d. Konif. Wurzeln mit Rücksicht auf d. Syst., Bot. Zeit., I Abt., H. X—XII, 1910.— [15] Russow E., Vergl. Unters. usw., Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. d. St.-Pétersb., VII Sér., T. XIX, 1872.— [16] Strasburger E., Das botanische Praktikum, 1902.— [17] Van Tieghem Ph., Mém. s. les canaux sécr. d. plantes, Ann. d. sc. nat., Sér. 5, T. XVI. 1872.— [18] Van Tieghem Ph., Second mém. s. l. canaux sécr. d. pl., Ann. d. sc. nat., Sér. 7, T. 1, 1885.— [19] Van Tieghem Ph., Traité de botanique, 1891.— [20]. Van Tieghem Ph., Elements de botanique, T. I, 1898,— [21] Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, Ann. d. sc. nat., Sér. 7, T. VIII, 1888.— [22] Van Tieghem et Morot, Anat. des Stylidées, Ann. d. sc. nat., Sér. 6, T. XIX, 1884.— [73] Zimmermann W., Die Phylogenie der Pflanzen, Jena, 1930.

N. S. Voronin

TO THE QUESTION OF THE EVOLUTION OF THE PERICYCLE IN THE ROOTS OF PLANTS

Summary

1. The distribution of the different root-stele pericycle types in the phileme of flowering plants is analysed in the present report on the ground of literary data, and their evolutionary meaning is established.

2. The concentration of the pericycle, which is polystychons where it surrounds the root-stele, in the inferior part of the phileme and its disappearance towards its superior part, its frequent presence and thickness in the Gymnospermae indicate the primitive character of this type of pericycle.

3. The explanation for this simplification of the pericycle in the course of the evolutionary process may be sought for in the adaptation to an easier penetration of water into the xyleme of the root, this adaptation presenting an aspect of the general tendency of the evolution of the root. The arising of the actinostele of the root and the dismemberment of the earlier continuous theca of the phloeme into separate bands, lying between the protruding edges of the protoxyleme, may also be regarded as the result of the tendency of the latter towards approaching the source of water.

4. The resemblance which the actinosteles of the root and of the stalk reveal in their transversal sections is purely external, they differ profoundly in their origin and structure. It seems necessary to introduce a new term.

5. The polystichous pericycle is preserved the longest where it lies against the edges of the protoxyleme, if side radicles arise there. The nature of this retationship remains to be investigated.

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

П. А. Генкель и А. А. Шахов

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НЕКОТОРЫХ ГАЛОФИТОВ

(Получено 15-IV. 1945)

Начиная со времени Шимпера, сущность проблемы галофитизма, как известно, искали в водном режиме галофитов, который изучался и в природной обстановке и в условиях вегетационного опыта. Хотя этому вопросу и посвящена довольно значительная литература, тем не менее даже в сводной работе Апхофа (J. C. Th. Uphof [55]) он не получил должного освещения в отношении значения водного режима для распределения галофитов в природе, их приуроченности к засоленным почвам.

Применительно к решению данного вопроса исследователи придерживались мнения Шимпера (A. F. W. Schimper [45, 46]), что галофиты не распространяются за пределы засоленных почв из-за вытеснения их оттуда растениями, лучше приспособленными к незасоленным почвенным условиям.

Штоккер (O. Stocker [52]) в своей сводке о галофитах ставит вопрос о причинах приуроченности их к засоленным почвам. По его мнению, легко поддается объяснению факт отсутствия на засоленных почвах галофитов, которым преграждает доступ на них высокая концентрация легко растворимых солей, но довольно затруднительно ответить на вопрос о причинах отсутствия галофитов на незасоленных почвах в природной обстановке. Считая объяснение Шимпера общим, он, однако, не дает другого решения. Более того, позже [53, 54] он принимает гипотезу Шимпера, как единственную мотивировку. Штоккер полагает, что наземные галофиты, несмотря на свой факультативный характер, в природе не занимают незасоленных местообитаний вследствие конкуренции с гликофитами. Точно так же Г. Люндегорд [12] при своем строго эколого-физиологическом объяснении распределения растений в природе считает преимущественное появление галофитов на почвах, богатых солями, вопросом чистой конкуренции. Клементс (F. E. Clements [34]), В. Крюгер [11] и др., отметив случаи встречаемости и произрастания галофитов на незасоленных почвах, объясняют их массовое отсутствие здесь конкуренцией.

Как показали исследования ряда авторов, большинство галофитов может хорошо развиваться и при отсутствии засоления. При этом Баталин (A. Batalin [29]) был первым исследователем, наиболее подробно изучившим этот вопрос. В своей работе Баталин указывает на ряд авторов, которые в той или иной мере касались данной проблемы.

Одно из самых ранних указаний на возможность галофитов произрастать в равной мере на засоленных и незасоленных почвах принадлежит Каде де Гассенкур (Cadé de Gassincourt, 1818) [1], который выращивал *Salsola Kali* до стадии плодоношения в сосудах с засоленной почвой; полученные семена культивировались на второй год уже без наличия хлористого натрия, и тем не менее растения развивались.

---

[1] Цит. по Баталину.

Затем Бунге (A. Bunge [32]) нашел, что реликтовый галофит *Tetradiclis tenella* лучше произрастает на садовой почве, чем на засоленной. (Мнение, что культура тетрадиклиса удается на почве без NaCl лучше, чем на почве с этой солью, поддерживается и Д. Е. Янишевским [27].)

Более обстоятельное решение рассматриваемого вопроса для своего времени дали Гофман (H. Hoffmann, 1865, 1871, 1877) и Фокке (W. O. Focke, 1875) [1]. Гофман отметил в ряде случаев, что некоторые галофиты развиваются совершенно одинаково на засоленной и незасоленной почвах.

Фокке показал, что без NaCl хорошо развиваются *Aster Tripolium, Plantago maritima, P. coronopus*. С небольшим количеством этой соли ему удавалось культивировать *Lepidium marginatum, Lepidium medium, Salicornia procumbens, Schoberia maritima* var. *prostrata*.

Баталин культивировал галофиты на садовой почве. *Salicornia herbacea, Salsola Soda* и *S. mutica*, выращенные на садовой земле, имели меньшую суккулентность и более слабую окраску к концу вегетации. Таким образом, и опытами Баталина показана возможность произрастания галофитов на незасоленных почвах. Это же самое из ранних исследователей отмечал и Лесаж (P. Lesage [42]). Ж. Валло (по Е. Вармингу, 1901), выращивая солончаковые растения в почве без солей, нашел, что они там развиваются лучше, чем в природе на солончаках.

Халкет (A. C. Halket [39]) установила, что галофиты хорошо развиваются и при отсутствии засоления. Халкет, а позже и Б. А. Келлер [7, 8] отметили, что неблагоприятный сам по себе фактор сильного засоления почвы является до известных пределов (2—3% NaCl) фактором стимуляции роста. Ван Эйком (M. Van Eijk [55, 57]) также был обнаружен оптимум развития солесора при концентрациях NaCl в 0,6—2,4%.

В других опытах Б. А. Келлера [9] на нормальной питательной смеси свободно выращивались *Petrosimonia crassifolia, Ofaiston monandrum, Halocnemum strobilaceum*.

А. А. Рихтер [18, 19], в отличие от своих предшественников, выращивал галофиты на почве разной степени засоления, но имеющей искусственно созданный уравновешенный раствор. На незасоленном субстрате он свободно культивировал *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Salsola mutica, Salsola brachiata, Petrosimonia crassifolia, Bassia* (*Echinopsilon*) *sedoides* и *Artemisia salina*.

По опытам Д. А. Шутова с сотрудниками [26], исследованные ими галофиты давали наибольший прирост сухого вещества в контроле и при сравнительно небольшом засолении уравновешенным раствором. При больших дозах солянки дали значительное снижение накопления сухого вещества. По их убывающей устойчивости авторы располагают исследованные ими галофиты в следующий ряд: *Salsola crassa, Petrosimonia brachiata, Salsola ericoides, Kochia scoparia, Suaeda altissima, Aster Tripolium, Salsola verrucosa, S. Soda, Bassia hyssopifolia*.

Можно было бы еще сослаться на некоторые факты и работы из нашей и иностранной литературы. Однако указанного достаточно, чтобы понять, что: во-первых, многие галофиты могут развиваться нормально на незасоленном субстрате и на почвах, содержащих значительно меньше солей, чем солончаки; во-вторых, наличие в почве легко растворимых солей не может считаться основным фактором условий существования галофитов; в-третьих, незасоленность почв является главным ограничивающим фактором в физиологических отправлениях и распределении галофитов на солончаках.

---

[1] Цит. по Баталину.

Постараемся выяснить причины, лежащие в основе приуроченности галофитов к засоленным почвам.

Из работы Руланда (W. Ruhland [44]), ранних и поздних исследований Келлера, а также Рихтера [19, 20], Штоккера (многие работы), Ильина (W. S. Iljin [40]), Д. А. Шутова с сотрудниками [26] и других известно, что галофиты имеют три резко обособленные экологические группы. М. Г. Попов [16] среди галофитов различает пять морфологических групп.

К экологическим группам относятся:

1. Эвгалофиты (круглолистные и стеблевые безлистные галофиты по Попову). Сюда входят: *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Ofaiston monandrum, Petrosimonia crassifolia, Halocnemum strobilaceum, Salsola mutica, S. brachiata, Echinopsilon sedoides, Kalidium foliatum.* Клетки растений этой группы характеризуются повышенной проницаемостью для солей и стойкостью плазменных коллоидов к коагулирующему действию высоких концентраций свободных минеральных ионов (Рихтер). Эта группа галофитов характеризуется наибольшей солеемкостью. Насколько у галофитов велико участие солей и мала роль органических веществ в создании осмотического давления, показывают следующие данные. NaCl в клетках *Salicornia europaea* и *Plantago decipiens* дает до 88% всей осмотической силы, сахар — только 0.4—0.6% (M. Steiner [50]). У *Salicornia herbacea, Petrosimonia crassifolia, Halocnemum strobilaceum* растворимые углеводы обеспечивают давление всего в 1/4—1 атм. (И. Д. Шматок [23]).

2. Криногалофиты[1] (корковолистные и злаковидные галофиты по Попову). Сюда входят виды кермека (*Statice Gmelini, St. suffruticosa, St. tomentella* и другие из семейства *Plumbaginaceae*), многолетний злак *Aeluropus litoralis*, некоторые виды из рода *Tamarix*; однолетники: *Frankenia pulverulenta, Cressa cretica* и др. Эти растения выделяют наружу избыток солей при помощи специальных железок. По Чепману (R. E. Chapman [33]) катионы и анионы соляных выцветов на листьях пустынных растений состоят преимущественно из Na, Cl, SO_4, Ca. Суккулентность в растениях этой группы выражена значительно слабее, чем у эвгалофитов. Приспособление идет по пути отбора форм с глубоко идущими корнями, достигающими грунтовой воды (у *Statice Gmelini* до 5 м). По Р. И. Аболину и А. Чечиной [1] растения этой группы распространены главным образом на почвах, которые при большой влажности являются менее засоленными, чем под эвгалофитами.

3. Гликогалофиты («пресные» эуксерофиты по А. В. Прозоровскому [17]). Сюда входят: *Artimisia salina* (Рихтер и др.), *Kochia scoparia* (Шутов [26]), *Artemisia pauciflora* (И. Д. Шматок [23, 24]) и др. Г. И. Поплавская [15] выделяет как особый тип растений солонцоватых почв, или галофитоиды: *Artemisia maritima, Pyrethrum achillaeifolium, Agropyrum pseudo-agropyrum, Lychnis sibirica* и др. Растения этой группы не допускают внутрь солевого избытка, а накопляя собственный ассимиляционный осмотический запас, развивают сравнительно высокое осмотическое давление. Все растения этой группы отличаются от предыдущих сравнительно слабой проницаемостью своих корней для солей.

Таким образом, создание внутренних сосущих сил, необходимых для превышения сосущих сил почвы, у всех трех групп достигается двумя путями. Осмотический актив эвгалофитов и криногалофитов создается за счет солей, вследствие высокой проницаемости корневых систем для солей (Шутов [25]). У гликогалофитов осмотический актив образуется в результате накопления собственного осмотического запаса продуктов ассимиляции (Рихтер). Все указанные растения являются осмотически выносливыми, но устойчивость эвгалофитов и криногалофитов к высоким концентрациям солей определяется у них большой пластичностью осморегуляции.

---

[1] От греческого слова «крино» — выделяю.

Если сравнить представителей рассмотренных групп по приуроченности к почвам, то увидим, что отдельные группы в целом связаны с определенными почвами, в основном солончаками.

Эвгалофиты обычно произрастают на влажных солончаках. Офайстон, который в этой группе галофитов отличается большой засухоустойчивостью, встречается и на сухих солончаках.

Криногалофиты, а из эвгалофитов в основном многолетние виды, как поташник, петросимония и др., могут произрастать на солончаках разной степени увлажнения. Некоторые из них также встречаются на корковостолбчатых солонцах. В этом им способствует мощная корневая система, благодаря которой они достигают более влажных горизонтов почв.

Гликогалофиты в основном приурочены к солончакам (*Artemisia salina*) и к солонцам (*Art. pauciflora*). Но морская полынь (*Art. maritima*), будучи видом, в достаточной степени не сложившимся, может давать промежуточные между *A. incana* и *A. salina* расы, которые встречаются на солончаках и солонцах.

На основании всего вышеизложенного можно считать, что не только условия засоления, но и другие факторы обусловливают тесную связь некоторых галофитов с сильно засоленными почвами. Мы полагаем, что приуроченность галофитов к засоленным почвам больше проявляется в связи с влажностью этих почв, чем в связи с их засоленностью. При этом многолетние виды обладают большей способностью обитать на почвах разной влажности, чем виды однолетние. Это, вероятно, объясняется их более независимым отношением к сухости верхних слоев почвы, так как они обладают глубоко идущими корнями, посредством которых добывают влагу из нижних горизонтов почвы.

Причиной тесной приуроченности галофитов к солончакам, по нашему мнению, можно считать плохие условия водоснабжения для этих растений на опресненных и пресных почвах. Постараемся подробнее развить высказанное положение.

Очень долго в вопросах галофитизма и ксерофитизма теория Шимпера о физиологической сухости засоленных почв занимала ведущее место. Однако уже давно исследованиями Дельф (E. Delf [35, 36]), Фиттинга (H. Fitting [38]) и более всего Штоккера [51, 52], а также Келлера [8, 41], Шутова с сотрудниками [26] и ряда других авторов показано, что мнение это неправильно, так как большинство галофитов обнаружило значительную интенсивность процесса транспирации.

Засоленные почвы, как это было известно и раньше, весьма богаты водой вследствие близкого стояния грунтовых вод и капиллярного промачивания почвы, поскольку образование солончака связано с преобладанием восходящих токов над нисходящими. Обычно эта вода вполне доступна для галофитов вследствие высокого осмотического давления их клеток. По нашим определениям плазмолитическим методом в Наурзумском заповеднике, галофиты имели следующее осмотическое давление (в атм.): *Halocnemum strobilaceum* — 81.4; *Salicornia herbacea* — 46.5; *Suaeda maritima* — 39.5; *Atriplex verruciferum* — 51.0; *Aster Tripolium* — 30.8.

Правда, в ряде случаев, как это показал Штоккер, растения не развиваются на засоленной почве из-за слишком больших осмотических давлений почвенного раствора. Соотношение величин сосущих сил почвы и корней может играть большую роль. Но возводить значение этого фактора до единственного и основного в распределении галофитов, как это делают Штейнер (M. Steiner [50]) и Бер-Негенданк (G. C. Behr-Negendank [30]), также не следует, ибо, идя по такому пути, легко притти к ложным толкованиям.

Высокое осмотическое давление, наблюдаемое у галофитов, обусловливает наличие больших сосущих сил в этих растениях и способствует нормальному водоснабжению их на засоленных почвах. Из изложенного ясно, что так как солончаки являются почвами, содержащими большое количество воды, то галофиты лучше снабжаются водой именно на этих почвах, связанных с высоким стоянием грунтовых вод.

Соответственно приуроченности галофитов к солончакам в связи с влажностью последних, у галофитов наблюдается интенсивная транспирация. Это явление показали Дельф, Фабер (F. C. Faber [37]), Келлер, Рихтер, Штоккер, Шутов и др.

Как следует из данных Штоккера, у галофитов транспирация очень сильно зависит от степени влажности почвы. С увеличением влажности почвы транспирация становится интенсивнее.

Воздействие засоленности почвы на интенсивность транспирации несколько сложнее. В опытах Рихтера у солероса и сведы (эвгалофиты) транспирационный коэффициент при увеличении засоления уменьшается почти прямо пропорционально. Бассия и солончаковая полынь (гликогалофит) не проявляют такой закономерности. Снижение транспирации под влиянием засоления наблюдали Келлер [10], Биккенбах (K. Bickenbach [31]) и др.

Д. А. Шутов [25] считает, что у галофитов между накоплением солей и величинами транспирации не наблюдается прямой зависимости. Вместе с тем снижение в потреблении воды особенно сильно,— пишет Шутов,— происходит при невысоком засолении субстрата. Дальнейшее засоление не влечет за собой пропорционального снижения в потреблении воды.

Интересные данные получил Шратц (E. Schratz [48]). Он нашел, что интенсивность транспирации в расчете на единицу свежего веса у галофитов ниже, чем у гликофитов, а при расчете на единицу поверхности листа, наоборот, выше. Это обстоятельство любопытно в связи с теорией Шимпера о ксероморфизме галофитов и их ограниченной транспирации, вследствие физиологической сухости засоленных почв. Позже, особенно Штоккером, было доказано, что галофиты, наоборот, не обладают ксероморфным строением, а транспирация их на единицу поверхности в 3—5 раз выше, чем у гликофитов. Следовательно, данные Шратца обнаруживают крайность в представлениях Шимпера и Штоккера и говорят о более сложном характере транспирации у галофитов, чем это представляли себе указанные авторы. Снижение интенсивности транспирации у галофитов в расчете на единицу свежего веса Шратц объясняет повышенным осмотическим давлением их клеточного сока.

Свои исследования по транспирации галофитов один из нас проводил на засоленных почвах Троицкого лесостепного заповедника. Срезанные растения взвешивались на торзионных весах и затем непосредственно укреплялись в почве на 5 минут, после чего производилось второе взвешивание. Из галофитов исследовались *Salicornia herbacea, Frankenia hirsuta, Suaeda maritima, Saussurea crassifolia, Elymus salsuginosus, Statice Gmelini, Artemisia maritima salina.* Все эти виды галофитов обнаружили интенсивную транспирацию, причем в течение дня наблюдалось несколько максимумов (рис. 1 и 2). В этом отношении солончаковые растения проявляют большое сходство с гликофитами, обитающими на незасоленных почвах, так как у них наблюдается аналогичная картина. Абсолютные величины интенсивности транспирации у галофитов достигают в некоторых случаях 2 г воды на 1 г сырого вещества за 1 час, хотя обычно имеют место более низкие цифры. Обращает на себя внимание факт полного или почти полного прекращения транспирации у галофитов в некоторые часы дня, что отмечал и Штоккер [54] и что свидетельствует о некоторой затруднительности водоснабжения.

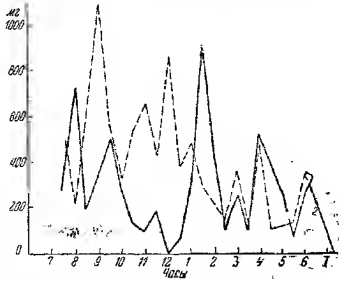


Рис. 1. Интенсивность транспирации *Artemisia maritima salina*. *1* — на корковом солонце, *2* — на солонце-солончаке

Таким образом, на основании литературных данных и своих определений мы приходим к выводу, что большинство галофитов является растениями, сравнительно интенсивно транспирирующими, могущими осуществлять нормально свой рост в условиях хорошего водоснабжения. Это условие, конечно, будет иметь место на солончаках.

Развитое выше представление о сравнительно хорошем водоснабжении растений на солончаках ни в какой мере не приводит нас к выводу об отсутствии влияния засухи на растительность солончаков. Так, например, во время сильной засухи летом 1940 г. в Наурзумском заповеднике одному из нас пришлось наблюдать ее пагубное действие на галофиты. На участке солончака, где произрастали *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Ofaiston monandrum, Artemisia salina,* с 12.VI по 12.VII влажность почвы понизилась с 21.5 до 7.2%. В этот период отмечена была наибольшая гибель эвгалофитов, достигавшая у них 100%. Соответственно и концентрация хлоридов в слое 0—10 см повысилась с 14.8 до 56.2 милли-эквивалентов. Здесь в природной обстановке происходило, повидимому, то же, что и в опытах некоторых авторов с избыточным засолением. Очевидно, при длительной засухе почвенный раствор очень сильно концентрируется, и растение страдает от чрезмерного повышения осмотического давления и почвенного раствора.

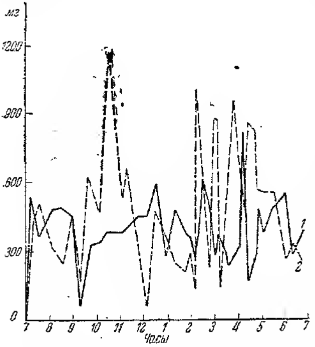


Рис. 2. Интенсивность транспирации *Statice Gmelini*. *1* — на корковом солонце, *2* — на солонце-солончаке

Развивая положение, что основной чертой большинства галофитов является необходимость значительного обводнения их клеток, подчеркнем еще одну особенность этих растений — способность повышать свою засухоустойчивость в условиях засоления, что в свое время было отмечено Б. А. Келлером. Этот факт интересен в том отношении, что он подчеркивает значение высокого осмотического давления для развития водоудерживающих сил растения. Повидимому, не только непрерывное водоснабжение, но и возможность удерживать воду в случае ее временного недостатка в дневные часы характеризует солончаковые растения. Следовательно, мы можем охарактеризовать галофиты как растения, неспособные переносить длительное и глубокое завядание.

Известным подтверждением высказанному могут служить и те падения транспирации, о которых упоминалось выше. Вероятно, в условиях засоления галофиты, при недостатке воды, развивают значительные водоудерживающие силы, в результате чего транспирация резко снижается, а то и совсем приостанавливается. Таким образом, в условиях засоления, даже при значительном недостатке воды, растение не завядает, так как благодаря развитию больших водоудерживающих сил интенсивность транспирации быстро снижается.

Развиваемое представление о галофитах как о растениях, нуждающихся в непрерывном водоснабжении, объясняет факт их массового отсутствия на незасоленных или даже опресненных почвах, какими являются солонцы. С указанной точки зрения на опресненных почвах могут произрастать только те формы, по преимуществу некоторые представители криногалофитов и гликогалофитов, которые имеют мощную корневую систему, позволяющую им и на этих почвах находиться в сравнительно благоприятных условиях водоснабжения. Корневая система должна обладать интенсивным ростом в первые фазы ее развития и значительной пластичностью. Большинство же галофитов, особенно эвгалофитов, обладает слабо развитой корневой системой и не может развиваться на почвах, где отсутствует непрерывное водоснабжение. А плохие условия водоснабжения на опресненных и пресных почвах являются фактором, препятствующим распространению галофитов на эти почвы.

Однако в чем же разница в условиях водоснабжения галофитов на засоленных и незасоленных почвах и в чем причина плохих условий водоснабжения галофитов на незасоленных почвах? Постараемся ответить на поставленные нами вопросы. В солончаках большое содержание солей, несмотря на большую влажность и насыщенность почвенных коллоидов натрием, затрудняет пептизацию коллоидов. Слабая пептизация коллоидов, надо думать, происходит в результате низкого осмотического давления в мицелле, обусловленного, по С. Маттсон [14], присутствием электролитов. На солонцоватых почвах эта пептизация выражена сильно. Пептизация и коагуляция связаны с гидратацией, поскольку с повышением концентрации почвенного раствора уменьшается гидратация. Гидратация мицеллы обусловлена гидратацией окружающих ее ионов.

С этой точки зрения будут понятны плохие условия водоснабжения для галофитов на незасоленных почвах. Таким образом, немаловажную роль в водном режиме галофитов на этих почвах должно играть именно отсутствие необходимого количества солей для развития в растениях больших осмотических давлений. Поэтому соли, как и вода, также являются необходимым фактором условий существования галофитов, но они в меньшей степени влияют на распределение галофитов на засоленных почвах.

В том случае, когда солончаки усыхают, галофиты в процессе транспирации развивают большую сосущую силу, способствуя этим самым нормальному протеканию их водоснабжения. При этом они могут снижать до минимума транспирацию. На засоленных почвах, при усыхании этих почв, галофиты не могут развить такие сосущие силы, чтобы всасывающая сила корней была больше сосущей силы почвы. К тому же, вероятно, они не могут здесь свести транспирацию до такого минимума, какого достигают на солончаках в период усыхания последних. Однако одних солей еще недостаточно для нормального водоснабжения, ибо эвгалофиты на сухих солончаках не растут.

Только при таком понимании будет правильным утверждение, что в условиях засоления, даже при значительном недостатке водоснабжения, галофиты не завядают, так как благодаря развитию огромных водоудерживающих сил снижается транспирация.

Таким образом, условием плохого водоснабжения галофитов на незасоленных почвах надо считать эдафический фактор, ибо сосущая сила растений, как показано А. Г. Гебгардт [4], зависит от свойств почвы, на которой они произрастают. Засоленность и влажность на солончаках ослабляют действие остальных почвенных факторов и, в первую очередь, действие молекулярных адсорбционных сил почвенных частиц (Гебгардт [5]).

Изложив наши соображения и фактический материал о причинах преимущественного распространения галофитов на солончаках, обратимся к другим фактам — полевым и экспериментальным, чтобы подтвердить нашу точку зрения и притти к выводам более общего порядка.

В Наурзумском заповеднике (Сев. Казахстан) в 1936 г. почти все озера высохли; поскольку огромные обнажившиеся днища были в разной степени засоленными и в первые годы влажными, они заселялись галофитами. Северная часть одного из озер (Б. Ак-Суат) в 1937 г. была сплошь покрыта солеросовым ценозом. Растения по высоте достигали 30 см и более. Семенная продукция была огромная. В 1940 г. на месте этого пышно развитого ценоза не было почти ни одного живого экземпляра солероса. Растрескавшаяся почва была очень сухой, сплошь усыпанной семенами, среди которых около 90% принадлежало солеросу, 5—6% — сведе, 1—2% — солончаковой полыни. Но из огромного количества семян не проросло почти ни одного растения не только солероса, но и сведы, лишь местами виднелись живые кустики полыни, да и то в основном прошлогоднего прорастания. Больше всего оказалось кустов многолетнего растения — поташника (*Kalidium foliatum*), который в 1939 г. на фоне мощных зарослей солероса и сведы почти не выделялся; однако и он себя чувствовал хуже нормального. Такую картину днище представляло на протяжении 1.5—2 км. А потом в южном направлении неожиданно воскресал прошлогодний ландшафт ярко зеленых солянок: солероса, сведы. Два ландшафта были отрезаны друг от друга, как ножом, без каких-либо постепенных переходов. Вся разница между обоими участками была только в том, что на первом участке грунтовые воды залегали на глубине 200 см, а на втором — на глубине 170—175 см. Таким образом, несмотря на достаточную засоленность почвы (1.5% солей) галофиты в 1940 г. не развивались из-за отсутствия необходимого количества влаги.

Показательным в ведущем значении влажности почвы для галофитов служит явление инверсии поясов, которые по склонам котловин образуют экогенетические ряды. В некоторые весны пояс полыни заливается водой, чем тормозится более успешное наступление ее на днище, занятое эвгалофитами. Заливание водой приводит к тому, что площадь днища, освоенная к осени одним галофитом, в следующем году с началом вегетации заселяется не им и не следующим по ряду растением, а видом предыдущей стадии, существовавшим год-два назад. Такая регрессивная смена ценозов вызывается не усыханием почвы, а в связи с этим и поселением новых видов, но ее временным увлажнением, что видно из таблицы.

На стадиях *Suaeda maritima, Echinopsilon hyssopifolium* влажность изменяется в обратном направлении, несмотря на однородность топологических условий,— ровное дно озера. Там, где влажность оказалась

Изменения влажности почвы при инверсии поясов на Б. Ак-Суате в 1938 г.

Глубина в см	Влажность почвы в % на абсолютно сухой вес			
	Пояс *Salicornia herbacea*	Пояс *Suaeda maritima*	Пояс *Echinopsilon hyssopifolium*	Пояс *Echinopsilon hyssopifolium, Suaeda maritima*
02	21.0	16.9	20.0	14.0
10	34.0	12.0	23.0	14.5
20	33.0	26.0	13.5	32.5
30	33,0	26.2	20.7	36.6
40	32.0	25.5	24.0	42.4
Средняя влажность .	31.6	23.34	20.24	27.8

больше, неподалеку находился пояс тростника: он дольше сохранял влагу, чем открытая поверхность, и этим создавал более благоприятные условия для развития галофитов.

При рассмотрении распределения галофитов в исследованных котловинах нам приходилось отмечать, что там, где влажность почвы сильно понижается, имеет место также сильная гибель суккулентных галофитов. Более того, на некоторых пресных днищах (озера Атпа-куль, Чушка-куль) вслед за менее стойкими к солям видами, как *Chenopodium chenopodioides, Atriplex litoralis,* идут типичные эвгалофиты. На отдельных участках таких днищ они отмечены даже как пионеры зарастания. Но эти случаи имели место тогда, когда почва была достаточно влажной, хотя может быть и менее благоприятной по количеству солей.

При этом лимитирующим фактором была именно влажность почвы, ибо солевая амплитуда *Salicornia herbacea* настолько велика, что солерос в Наурзумском заповеднике может произрастать и при 0,12% Cl и при 2% Cl. Аналогично и марь (*Chenopodium chenopodioides*) встречается при 0.0037% Cl и при 2.2% Cl. Таким образом, галофиты могут поселяться и вне солончаков, лишь бы субстрат был достаточно влажным.

Штоккер [51], исследуя галофиты побережья Балтийского моря, отметил ничтожное засоление почв, на которых они встречаются. Наивысшая найденная им концентрация составляла 0.34% общего содержания солей при большой влажности (32.3%). Как правильно указывает Шратц [49], здесь нельзя ожидать отбирающего действия солевого фактора.

Какую большую роль играет влажность почвы, видно из данных Уйхэ (P. O. Wiche [58]). Этот автор на Довейских солончаках Инислая (Англия) исследовал влияние частоты затопления на численность особей солероса в зоне морских приливов и отливов. Если сравнить по материалам Уйхэ размер особей солероса в зоне весеннего затопления и в совсем не затопляемой, то увидим, что в первой зоне солерос более мощный, чем во второй.

Арнольд (A. Arnold [28]) на о. Боркум в Северном море встречал целые пояса *Suaeda maritima,* приуроченные к почвам, довольно бедным солями.

А. Г. Магакьян [13] считает, что «очень часто развитие солончаковой растительности связано собственно не с засолением почв, а с их хорошим увлажнением» (стр. 63).

Более того, Б. А. Келлер [7, 8] и Пома (G. Poma [43]) установили интересный факт: оптимум условий прорастания для галофитов в незасоленном субстрате — совсем слабом солевом растворе (Келлер) или в пресной воде (Пома).

Подобное явление находит подтверждение и в природной обстановке. Так, В. С. Арцимович [2] при изучении зарастания Эльтонской котловины обратил внимание на прорастание солероса в тех местах, где происходило полное выщелачивание солей из почвы. Это же самое приходилось отмечать и нам (А. А. Шахов [21]) для Наурзумских озер. Также Штейнер указывает, что оптимальное развитие *Salicornia europaea* связано с влажными местообитаниями, значительно обедненными солями.

В 1934 г. Шратц [47] провел серию опытов, результаты которых заслуживают того, чтобы с ними ближе ознакомиться. При проращивании семян галофитов *Aster Tripolium, Plantago coronopus* и гликофитов *Lepidium sativum, Sinapis alba* Шратц отметил следующее. Между галофитами и гликофитами нет принципиального различия во влиянии силы осмотического давления раствора и поваренной соли на процесс прорастания семян. Семена обеих групп растений под влиянием повышения концентрации раствора и содержания в растворе поваренной соли снижают интенсивность прорастания, а при высоких концентрациях и количество проросших семян. Но все же наблюдалось и некоторое различие: чувствительность галофитов к NaCl меньше, чем гликофитов. У гликофитов влияние NaCl на интенсивность произрастания семян больше, чем влияние повышения общей концентрации раствора. У галофитов, наоборот, более сильное влияние оказывает степень общей концентрации раствора.

Следовательно, рассмотренные данные, характеризующие специфику прорастания семян галофитов, приводят к важному выводу, что солестойкость галофитов является их онтогенетическим приспособлением. Значит, произрастание их в первые фазы развития на засоленных почвах не вызывается потребностью в солях. А поскольку водный режим является определяющим фактором в расселении галофитов, можно предполагать, что большинство галофитов происходит от гликофитов с высокой интенсивностью транспирации и с малой выносливостью к сколько-нибудь значительному обезвоживанию тканей. Эти формы с более слабой корневой системой могли существовать только на наиболее засоленных почвах — солончаках, в то время как формы с более развитой корневой системой освоили опресненные почвы. Таким образом, устойчивость растения к неблагоприятным факторам внешней среды формируется как приспособление к внешним условиям в процессе онтогенеза, возможность же реакции обусловлена всей эволюционной историей растения. При таком толковании необходимо помнить, что онтогенез в свою очередь может явиться источником изменения реакции растения под влиянием факторов внешней среды.

Выводы

1. Большинство галофитов — растения с интенсивной транспирацией; они не переносят длительного завядания, развиваясь при значительном обводнении своих клеток, и поэтому нуждаются в непрерывном водоснабжении для нормальной вегетации.

2. Приуроченность ряда галофитов к солончакам объясняется лучшими условиями водоснабжения галофитов именно на этих почвах, по сравнению с почвами опресненными (солонцы) или незасоленными (черноземы, и их значительной солеустойчивостью. На солончаках галофиты не только находятся в лучших условиях водоснабжения, но и повышают свою засухоустойчивость. Солестойкость же галофитов проявляется как онтогенетическое приспособление.

3. Высокое осмотическое давление галофитов, посредством которого легко осуществляется их водоснабжение на солончаках, дает возможность галофитам нормально обеспечивать себя водой на этих почвах. Высокое осмотическое давление галофитов и способность развивать значительные водоудерживающие силы, в результате чего транспирация может резко снижаться, а то и совсем останавливаться, предохраняет растения от длительного завядания при некотором недостатке воды в почве.

4. Широта области существования между солевым (водным) минимумом и солевым (водным) максимумом есть солевая (водная) амплитуда вида. Широта водной и солевой амплитуды характеризует широту экологического ареала галофитов. Эвгалофиты и криногалофиты — виды с широкой амплитудой к засоленности почвы и с узкой амплитудой к влажности почвы, т. е. они эвригальны по фактору засоленности и стеногальны по фактору влажности почвы. Гликогалофиты, наоборот, виды с широкой амплитудой к влажности почвы (эвригальны по фактору влажности) и с узкой амплитудой к засоленности почвы (стеногальны по фактору засоленности). Галофиты в целом могут быть названы формой сингальной, как включающие одновременно признаки видов с широкой и узкой амплитудой.

5. Объяснение распределения галофитов исключительно биотическими факторами (конкуренцией) одностороннее, весьма важную роль в этом играет водный режим этих растений.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Аболин Р. и Чечина А., Растительность солончаков, ее использование и улучшение, Пробл. растениевод. освоения пустынь, вып. 2, 1934.— [2] Арцимович В. С., Мокрые солонцы окрестностей Баскунчакского озера, Труды О-ва исп. прир. при Харьк. ун-те, т. XIV, 1910.— [3] Варминг Е., Ойкологическая география растений, М., 1901.— [4] Гебгардт А. Г., Осмотическое давление пасоки растений в зависимости от почвенных условий, Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, т. VI, вып. 2, 1928.— [5] Гебгардт А. Г., Зависимость сосущей силы корневой системы от почвенных условий и развития растений, Труды БИН АН СССР, Эксперим. ботан., вып. 1, 1934.— [6] Генкель П. А., Исследования по физиологии засухоустойчивости, Докт. диссерт., рукопись, 1939.— [7] Келлер Б. А., Несколько данных об осмотической силе клеточного сока у растений в связи с характером местообитания. Записки с.-х. ин-та имени Петра 1 в Воронеже, т. III, 1918.— [8] Келлер Б. А., Опыты и некоторые общие выводы по экологии солончакового растения *Salicornia herbacea*, Вестник опытного дела, № 1—2, Воронеж, 1921.— [9] Келлер Б. А., Из жизни растений засоленных почв полупустыни, Юбил. сб., посвящ. И. П. Бородину, 1927.— [10] Келлер Б. А., Засоление, транспирация и накопление солей внутри растений, Труды Бот. оп. ст., т. I, Воронеж, 1929.— [11] Крюгер В. А., Из жизни солончаков и их растительности, Труды Общ. изуч. Казахстана, т. VI, 1925.— [12] Люндегорд Г., Влияние климата и почвы на жизнь растений, М., 1937.— [13] Магакьян А. К., Растительность Армянской ССР, М., 1941.— [14] Маттсон С., Почвенные коллоиды, М., 1938.— [15] Поплавская Г. И., Краткий курс экологии растений, Биомедгиз, 1937.— [16] Попов М. Г., Растительный покров Казахстана, Труды Казахск. фил. АН СССР, вып. 18, 1940.— [17] Прозоровский А. В., Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР, т. II, 1940.— [18] Рихтер А. А., Физиологические основы засухоустойчивости растений Юго-Востока, Журн. опытн. агроном., т. IV, вып. 3, 1926.— [19] Рихтер А. А., Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока. К вопросу о солеустойчивости, Журн. оп. агрон. Юго-Востока, т. III, вып. 2, Саратов, 1927.— [20] Рихтер А. А., О солеустойчивости растений, Сборн. «Проблемы Урало-Кузбасского комбината», т. I, 1932.— [21] Шахов А. А., Зарастание безводных озерных котловин Наурзумского госзаповедника, Сборн. научн. работ МГУ, вып. 24, 1941.— [22] Шахов А. А. Анализ солончаковых фитоценозов, диссерт., рукопись, 1944.— [23] Шматок И. Д., Содержание углеводов у некоторых растений Каспийской полупустыни, Труды БИН АН СССР, сер. IV, Экспер. ботан., вып. 3, 1938.— [24] Шматок И. Д., Влияние засоления на рост и накопление углеводов и азота у *Salicornia herbacea, Artemisia pauciflora*, там же.— [25] Шутов Д. А., Солевой и водный режим галофитов, Тезисы докл. совещания по физиол. растен., изд. АН СССР, 1940.— [26] Шутов Д. А., Наугольных В. Н., Ярошенко К. А., Абуталибов М. Г., Шапиро Г. Р., Вегетационные опыты с солянками, Изв. АзФАН СССР, т. XV, 1936.—

[27] Янишевский Д. Е., *Tetradiclis tenella* (Ehrenb.) Litw. как пример эфемера на солончаках пустынного Средиземья, Труды БИН АН СССР, Эксп. бот., вып. 4, 1940. — [28] Arnold A., Beiträge zur ökologischen und chemischen Analyse des Halophytenproblems, Jahrb. f. Wiss. Bot., 80, H. 1, 1936.— [29] Batalin A., Wirkung des Chlornatriums auf die Entwickelung von *Salicornia herbacea* L., Bull. du Congrès internat. de botanique et d'horticulture, réuni à St. Pétersbourg le 5—15 mai 1884, 1885.— [30] Behr-Negendank C. G., Saugkraftmessungen an Halophyten-Standorten der Nordseeküste, Biolog. Zentrbl., Bd. 59, H. 5—6, 1939.— [31] Bickenbach K., Zur Anatomie und Physiologie einiger Strand-und Dünenpflanzen, Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 19, 1932.— [32] Bunge A., Ueber die Gattung *Tetradiclis* Stev. Linnaea, Bd. 14, 1840.— [33] Chapman R. E., Die Zusammensetzung der Salze auf den Blättern einiger Wüstenpflanzen, Ann. of Bot., 48, 1934, реф. в журн. Z. f. P. D., H. 5—6, 1936.— [34] Clements F., Plant succession, an analysis of the development of vegetation, Carn. Inst. of Wash., 1916.— [35] Delf E. M., Transpiration and behaviour of Stomata in Halophytes, Ann. of Bot., vol. 25, 1911.— [36] Delf E. M., Transpiration in succulent plants, Ann. of Bot., vol. 26, 1913.— [37] Faber F. C., Zur Physiologie der Mangroven, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., vol: 26, 1923.— [38] Fitting H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen, Ztschr. f. Bot., H. 3, 1911.— [39] Halket A. C., The effect of salt on the growth of *Salicornia*, Ann. of Bot., vol. 29, 1915.— [40] Iljin W. S., Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten, Kalkpflanze, Beih. z. Bot. Centrbl., Bd: 50, Abt. I, 1932.— [41] Keller B., Halophyten und Xerophytenstudien, Journ. Ecology, vol. XIII, No. 2. 1925.— [42] Lesage P., Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes, Rev. génér. de Bot., T. II, 1890.— [43] Poma G., L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes, Bull. de l'Acad. Roy. Belg: Sci., Ser. 8, T. 5, 1922.— [44] Ruhland W., Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen: Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, 1915.— [45] Schimper A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena, 1898.— [46] Schimper A: F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 3 Aufl., herausgegeb. v. Dr. F. C. Faber, 1935.— [47] Schratz E., Beiträge zur Biologie der Halophyten. I. Zur Keimungsphysiologie, Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 80, 1934.— [48] Schratz E., Beiträge zur Biologie der Halophyten. II, Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 81, 1934.— [49] Schratz E., Beiträge zur Biologie der Halophyten. III. Ueber Verteilung, Ausbildung und NaCl-Gehalt der Strandpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt des Standortes, Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 83, 1936.— [50] Steiner M., Zur Oekologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika, Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 81, H. 1, 1934.— [51] Stocker O., Beiträge zum Halophytenproblem. Oekologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen, Ztschr. f. Botanik, Jahrg. 16, H. 6, 1924.— [52] Stocker O., Das Halophytenproblem, Ergebn. d. Biologie, Bd. 3, 1928.— [53] Stocker O., Salzpflanzen, Handwörterbuch d. Naturwiss., 2 Aufl., 1933.— [54] Stocker O., Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. II. Untersuchungen in der ungarischen Alkalisteppe, Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. LXXVIII, H. 5, 1933.— [55] Uphof J. C. Th., Halophytes, Botan. review, vol. VII, No. 1, 1941.— [56] Van Eijk M., Versuche über den Einfluss des Kochsalzgehaltes in der Nährlösung auf die Entwicklung von *Salicornia herbacea* and auf die Zusammensetzung der Salze im Zellinnern dieser Pflanze, Koniklyke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings, v. XXXVII, No: 8, 1934.— [57] Van Eijk M., Analyse der Wirkung der NaCl auf die Entwicklung bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster Tripolium*, Recueil des travaux botaniques néerlandais, vol. XXXVI, liv. 2, Amsterdam, 1939.— [58] Wiebe P. O., A quantitative study of the influence of tide upon populations of *Salicornia europaea*, Journ. Ecology, v. XXXIII, No. 2, 1935.

P. A. Henkel and A. A. Shakhov

THE ECOLOGIC SIGNIFICANCE OF THE WATER REGIME OF CERTAIN HALOPHYTES

Summary

1. The majority of halophytes are plants with an intense transpiration, they cannot bear protracted withering and develop only under the condition of a high water content in their cells, needing therefore a continuous water-supply for their normal vegetation.

2. The exclusive growth of many halophytes on solonchaks (salines) is explained by their better water-supply on these soils in comparison

with the desalinized alkali soils (solonetses) or unsalinized ones (chernozems), and by their considerable resistance to salts. Growing on salines the halophytes exist not only under better conditions of water-supply but also increase their resistance to droughts. The salt resistance of the halophytes, on the other hand, is the manifestation of their ontogenetic adaptation.

3. The high osmotic pressure of the halophytes by means of which their water-supply on saline soils is easily achieved enables them to provide the water normally needed by them when growing on these soils. The high osmotic pressure of the halophytes and their ability to develop considerable water-retaining powers, resulting in an extreme decrease or occasionally in a total cessation of transpiration, protects the plants from protracted withering in the case of a certain water deficit in the soil.

4. The interval of salt (water) content in which a plant can exist i. e. the interval ranging from the salt (water) minimum to the salt (water) maximum,is the salt (water) amplitude of its species. The size of its water and salt amplitude characterizes the expansion of the halophyte. Euhalophytes and crinohalophytes are species possessing a wide amplitude in regard to the salinization of soil and a narrow one in regard to soil humidity, i. e. they are euryhalous by the factor of salinity ane stenohalous by the factor of soil humidity. Glycohalophytes, on the contrary, are species possessing a wide amplitude in regard to soil humidity (euryhalous by the humidity factor) and a narrow one in regard to the salinization of soil (stenohalous by the salinity factor). Halophytes as a whole may be designated as a synhalous form since they manifest simultaneously the characteristics of species with wide and with narrow amplitude,

5. The explanation of the distribution of halophytes by biotic factors (composition) alone is one-sided; the water regime of these plants plays a most important part in it.

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

Т. А. Работнов

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НА СУБАЛЬПИЙСКИХ ЛУГАХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

(Получено 4.III.1944)

Виды, слагающие луговые ценозы, представлены популяциями особей, различных по возрасту (от всходов до старых растений) и по жизненному состоянию (от нормально развитых до угнетенных в различной степени). Отдельные особи сильно отличаются друг от друга по своей мощности, по конкурентной способности, по реакции на внешние условия и деятельность человека. Так например, при ознакомлении с составом популяции *Anemone fasciculata* L. на остепненном субальпийском лугу установлено, что число листьев у отдельных особей этого вида варьировало от 1 до 11, вес надземных органов в сухом состоянии — от 20 мг до 5130 мг и т. д. Лишь 77 особей из 136 (т. е. 57%) отросли после срезания, причем по отавности они также сильно отличались друг от друга [1]. Ясно, что роль отдельных особей в жизни ценоза, а также их хозяйственное значение не равноценны. Изучение состава популяций [2] луговых растений имеет поэтому большое научное и прикладное значение.

В жизни цветковых многолетних травянистых поликарпиков, составляющих, как правило, основу луговых ценозов, можно различать следующие периоды:

1. Покоящееся состояние — семена (плоды), вегетативные зачатки.
2. Период догенеративной вегетации (виргинильный) — от прорастания до приобретения способности цвести и давать плоды.
3. Период генеративного размножения.
4. Период послегенеративной вегетации (сенильный период), когда растения вследствие старости теряют способность к генеративному размножению.

Виргинильные растения представляют собой сборную по возрасту и жизненному состоянию группу особей. Сюда входят всходы; молодые большей частью угнетенные растения с листьями, отличающимися по форме и размерам от листьев взрослого типа (ювенильные растения в смысле Богдановской [3]); растения с листьями взрослого типа, различные по возрасту и угнетенности; наиболее угнетенные особи, временно не давшие надземных побегов, находящиеся в покоящемся состоянии в виде корневищ и других подземных органов. Часть виргинильных растений периодически приобретает способность к генеративному размножению и переходит в следующую группу. Часть растений ежегодно отмирает, не достигнув генеративной фазы, причем возраст особей, находящихся в виргинильном состоянии, повидимому, может быть очень значительным. По данным Линкола (Linkola [5]), наиболее обычные на наших материковых лугах травы (манжетка, гравилат речной, черноголовка, лютики и пр.) в естественных условиях зацветают не ранее чем на 3—8-й год. Некоторые же травы, например *Veratrum Lobelianum* Bernh., впервые зацветают лишь в возрасте 15—30 лет.

---

[1] Излагаемый в настоящей статье фактический материал собран на лугах нижнесубальпийского пояса (1000—2100 м), на урочище Шит-жет-мес на границе Кабарды и Карачая, в 25 км к югу от Кисловодска.

[2] Здесь и ниже под популяцией мы понимаем совокупность особей какого-либо вида, произрастающих в определенном ценозе. В задачи изучения состава популяции входит определение численности групп особей, отличных по возрасту и жизненному состоянию.

Растения следующей группы также могут находиться в ценозах в различных состояниях, а именно: в генеративной фазе, в вегетативной фазе, в покоящемся состоянии в виде подземных органов. Длительность этого периода жизни у многолетних луговых растений не изучена. Не изучена также способность отдельных видов ежегодно цвести и давать плоды. Известны растения, которые, достигнув способности цвести и плодоносить, цветут и плодоносят не ежегодно, а периодически. Пример этой группы растений — *Veratrum Lobelianum* Bernh. Периодичность в цветении обусловлена биологическими свойствами вида, а также условиями произрастания. При мало благоприятных условиях произрастания многие растения не могут цвести ежегодно, а цветут с более или менее длительными перерывами.

Периодичность в цветении, повидимому, широко распространенное явление, мало заметное лишь потому, что периоды «отдыха» у отдельных особей одного и того же вида не совпадают по годам и каждый год в определенном месте цветет известное число особей.

О широком распространении перерыва в цветении говорят наши наблюдения в 1943 г. на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу. Здесь у многих особей [*Eleutherospermum cicutarium* (M. B.) Boiss., *Trollius caucasicus* Stev., *Pedicularis Sibthorpii* Boiss., *Pyrethrum roseum* M. B., *Inula glandulosa* W., *Anemone fasciculata* L. и др.], которые цвели в 1942 г., в 1943 г. не наблюдалось образования генеративных побегов и, наоборот, в 1943 г. зацвели многие особи, не цветшие в 1942 г. В другом месте из 50 просмотренных особей *Anemone fasciculata* L., развивших в 1943 г. генеративные побеги, 16 (что составляет 32%) не цвели в 1942 г. Учитывая длительность жизни ветреницы, трудно предположить, чтобы столь большой процент особей в 1943 г. перешел из виргинильного состояния в генеративное. Более вероятно, что часть особей ветреницы, ранее цветших и дававших плоды, в 1942 г. не дала генеративных побегов и вновь дала их в 1943 г.

Постгенеративный (сенильный) период жизни многолетних травянистых растений наименее изучен. Возможно даже, что в природных условиях особи многих видов отмирают ранее наступления старческого возраста, связанного с потерей способности к генеративному размножению. Этот период, как правило, отсутствует у монокарпиков. Имеются, однако, растения, у которых период постгенеративной вегетации хорошо выражен. На это, повидимому, указывают данные Веленовского (Velenovsky [6]) о том, что некоторые растения (*Plantago major*, *Lithospermum officinale*) после цветения вегетируют лишь в угнетенном состоянии. Часть особей, достигших старческого состояния, может временно находиться в покоящемся состоянии в виде подземных органов.

Таким образом, в состав популяций отдельных видов семенных растений в ценозах входят: 1) жизнеспособные семена в почве и на ее поверхности; 2) всходы; 3) молодые растения с ювенильными листьями (отличными по форме и размерам от листьев взрослого типа); 4) растения с листьями взрослого типа, находящиеся в вегетативном состоянии (эта группа составлена из виргинильных растений, из половозрелых растений, не развившихся в данный год генеративных побегов, из особей, потерявших способность к генеративному размножению); 5) растения, находящиеся в генеративной фазе; 6) угнетенные растения, временно утратившие способность развивать надземные побеги, находящиеся в покоящемся состоянии.

Соотношение отдельных групп, слагающих популяции, зависит как от биологических свойств видов и возрастного состава, так и от условий произрастания, в том числе от условий, создаваемых совместно произрастающими растениями.

Изучение состава популяций видов, слагающих ценозы, имеет большое значение для более углубленного познания ценозов, особенно при изучении смен (сукцессий) растительности. Изучение состава популяций в полном объеме представляет сложную и трудоемкую работу и выполнимо лишь при стационарных работах. Не представляет, однако, большого труда и вполне выполнимо, даже при маршрутных исследованиях луговой растительности, определение численности особей, находящихся в вегетативной и генеративной фазах, а для некоторых видов, кроме того, числа особей с листьями ювенильного типа. В пределах каждого ценоза жизненное состояние и соотношение между особями, находящимися в генеративной и вегетативной фазах, у отдельных видов весьма различны. Примером этому могут служить данные, приведенные в табл. 1 (см. также данные Алехина [1], стр. 110, [2] стр. 161 для Стрелецкой степи).

ТАБЛИЦА 1

Число особей отдельных видов, находящихся в генеративном и вегетативном состоянии, на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу

Название растения	Площадь учета в м²	Проективное обилие в %	Всего экземпляров	В том числе		В %	
				генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных
Anemone fasciculata L.	100	6.5	299	95	204	31.7	68.3
Crepis sibirica L.	100	5.0	528	55	473	10.4	89.6
Betonica grandiflora W.	100	4.0	382	10	372	2.7	97.3
Cephalaria gigantea (Ledb.) E. Bobr.	100	1.5	184	9	175	4.8	95.2
Macrotomia echioides (L.) Boiss.	100	0.4	101	5	96	5,0	95.0
Veronica gentianoides Vahl.	100	2.0	282	10	272	3.5	96.5
Inula glandulosa W.	100	4.0	1923	17	1906	0.9	99.1
Heracleum pubescens M. B.	100	6.0	332	10	322	3.0	92.0
Eleutherospermum cicutarium (M. B.) Boiss.	58	3.0	467	115	352	24.6	75.4
Ranunculus caucasicus M. B.	30	1.5	162	62	100	38.3	61.7
Geranium silvaticum L.	30	2.0	202	15	187	7.5	92.5
Trollius caucasicus Stev.	30	1.5	152	12	140	7.2	92.2
Tragopogon reticulatus Boiss. et Huet.	28	5.0	1159	147	1112	4.2	95.8
Onobrychis Biebersteinii G. Sir.	38	1.0	180	61	119	33.9	66.1
Pedicularis condensata M. B.	30	0.3	79	9	70	11.4	88.6
Pedicularis Sibthorpii Boiss.	30	0.2	63	10	53	16.0	84.0
Pyrethrum roseum M. B.	28	2.5	218	76	142	35.0	65.0
Trifolium pratense L.	30	0.5	300	66	234	22.0	78.0
Chaerophyllum aureum L.	40	1.5	481	101	370	21.0	79.0

Данные, приведенные в табл. 1, относятся к влажному злаково-разнотравному субальпийскому лугу (северный склон, абс. высота 1950 м), где в травостое из злаков преобладает *Bromus variegatus* M. B., а из разнотравья *Veratrum Lobelianum* Bernh., *Anemone fasciculata* L., *Heracleum pubescens* M. B., *Crepis sibirica* L., *Betonica grandiflora* W., *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Huet., *Inula glandulosa* W.

Растения, изученные здесь в отношении состава популяций, можно разбить на две группы: 1) травы, не обладающие способностью к вегетативному размножению или обладающие ею в ограниченной степени, 2) травы, обладающие хорошо выраженной способностью к вегетативному размножению.

К первой группе относятся: *Anemone fasciculata* L., *Macrotomia echioides* (L.) Boiss., *Ranunculus caucasicus* M. B., *Geranium silvaticum* L., *Trollius caucasicus* Stev., *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir., *Pedicularis condensata* M. B., *P. Sibthorpii* Boiss., *Pyrethrum roseum* M. B., *Trifolium pratense* L. Ко второй группе относятся: *Crepis sibirica* L., *Betonica grandiflora* W., *Cephalaria gigantea* (Ledb.) E. Bobr., *Inula glandulosa* W.

Для первой группы приведены данные, характеризующие действительное соотношение между генеративными и вегетативными особями. Для второй группы, не прибегая к раскопкам, нельзя определить действительное количество особей, так как часть расположенных раздельно кустов связана друг с другом подземными побегами и количество обособленных особей в действительности меньше, чем получено при пересчете. Этим отчасти объясняется небольшой процент особей, находящихся в генеративном состоянии, у растений этой группы.

Различия в составе популяций для однородных в смысле характера размножения групп все же велики. Так, в группе растений, не обладающих способностью размножаться вегетативно, наряду с растениями, имеющими более 30% особей в генеративном состоянии (*Anemone fasciculata* L.— 31.7%, *Ranunculus caucasicus* M. B.—38.3%, *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir.— 33.9%, *Pyrethrum roseum* M. B.— 35%), находятся виды с весьма небольшим относительным числом особей, имеющих генеративные побеги (*Macrotomia echioides* (L.) Boiss.— 5.0%, *Geranium silvaticum* L.— 7.5%).

О том, что состав популяций сильно меняется от ценоза к ценозу дают представление данные о соотношении особей, находящихся в генеративной и вегетативной фазах, у *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Состав популяций у *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах

Характеристика ценозов	Площадь учета в м²	Проективное обилие ветреницы	Средняя проекция 1 экз. в см²	Общее число особей	В том числе: в генеративной фазе	в вегетативной фазе	с ювенильными листьями	В %: в генеративной фазе	в вегетативной фазе	с ювенильными листьями
1. Остепненный субальпийский луг на южном склоне	20	3.6	60	117	25	66	26	21.4	56.4	22.4
2. Злаково-разнотравный субальпийский луг на северном склоне	15	8.2	80	160	42	80	38	26.2	50.0	23.8
3. Злаково-разнотравный луг с чемерицей	100	6.5	220	299	95	154	50	31.7	51.3	17.0
4. Луг с преобладанием *Festuca varia* Haenke	15	5.0	80	84	18	64	2	21.4	76.2	2.4
5. «Высокотравье» . . .	10	25.0	420	59	46	13	—	17.9	22.1	—
6. Злаково-разнотравный замшелый луг на плоской вершине	—	3.0	120	118	44	57	17	37.9	48.3	14.4

Пояснение к таблице

Характеристика ценозов:

1. Юго-восточный склон 25°. Травостой без выраженного преобладающего растения. Характерно преобладание осоковозлаковой группы. Наиболее обильны *Carex humilis* Leyss. и *Bromus variegatus* M. B. Менее обильны *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria caucasica* Domin. Из прочих: *Betonica grandiflora* W., *Ranunculus oreophilus* M. B., *Psephellus Troitzkii* D. Socn., *Serratula radiata* M. B., *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir.

2. Северо-восточный склон 17°. Довольно сомкнутые (60—70%) травостои без наличия преобладающего растения. Преобладает разнотравная группа. Наиболее обильны из злаков *Bromus variegatus* M. B., из разнотравья — *Anemone fasciculata* L., *Crepis sibirica* L., *Inula glandulosa* M. B., *Cephalaria gigantea* (Led.) E. Bobr., *Primula Ruprechti*·Kuzn., *Astrantia Biebersteinii* Trautv., *Heracleum pubescens* M. B.

3. Более влажный вариант злаково-разнотравного луга на северном склоне. Характерно обильное присутствие *Veratrum Lobelianum* Bernh. (состав см. табл. 1).

4. Юго-восточный крутой (30°) склон. Преобладание *Festuca varia* Haenke.

5. Распадок на южном защищенном склоне. Растительность типа высокотравья: *Heracleum pubescens* + *Cephalaria gigantea* — *Anemone fasciculata* — *Brachypodium pinnatum.*

6. Не защищенная от ветров плоская вершина (2100 м). Разреженные (полнота 30—40%) травостои. Наиболее обильны из злаков *Festuca varia* Haenke, *Bromus variegatus* M. B.; из разнотравья *Centaurea Fischeri* W., *Betonica grandiflora* W., *Plantago saxatilis* M. B.; хорошо выражен моховой покров из *Pleurozium Schreberi* Mitt., *Rhytidium rugosum* Kindb.

Особи, имеющие генеративные побеги, у *Anemone fasciculata* L. составляют в изученных ценозах от 20 до 80% от общего числа. Участие в составе популяций ювенильных растений варьировало от 0 до 24%.

В сильнейшей степени состав популяций изменяется под влиянием искусственного изменения среды в результате деятельности человека.

Красный клевер в опыте с удобрениями на делянках, получавших в течение трех лет фосфаты, был представлен пышно развитыми на 78.5% в генеративном состоянии особями, в то время как на делянках, не получивших удобрений, особи, имеющие генеративные побеги, составляли всего 12% от общего числа. То же отмечено и для других растений.

Большие изменения происходят в составе популяций под влиянием распашки (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Изменение состава популяций под влиянием распашки луга

Название растения	Залежь (4-летняя)					Луг				
	Общее количество особей на 50 м²	генеративные		вегетативные		Общее число особей на 50 м²	генеративные		вегетативные	
		число	%	число	%		число	%	число	%
Veronica gentianoides Vahl	491	272	55.2	219	44.8	251	16	6.6	235	93.4
Betonica grandiflora W.	57	45	79.0	12	21.0	540	60	13.9	480	86.1
Inula glandulosa W.	38	36	84.7	2	5.3	335	12	5.0	223	95.0

На замшелом лугу (см. примечание 6 к табл. 2), перепаханном в 1939 г. и оставленном под залежь, наблюдается огромное различие для ряда видов в составе их популяций в сторону увеличения числа генеративных особей на залежи.

Несомненно большое влияние на состав популяций оказывает выпас скота. Об этом можно судить по данным, полученным для *Anemone fasciculata* L. в опыте по изучению влияния различных форм использования, заложенном в 1941 г. на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу. В числе вариантов опыта была имитация выпаса (трава скашивалась по мере достижения ею 25—30 см высоты, всего в 1941 г. было проведено три скашивания). При подсчете кустов ветреницы в 1942 г. на трансектах площадью 25 м² (50 × 0.5 м) получены следующие результаты (табл. 4).

Под влиянием частого скашивания у отрицательно реагирующей на выпас *Anemone fasciculata* L. произошли следующие изменения: 1) сократилось число кустов, 2) резко сократилось абсолютное и относительное число особей в генеративной фазе, 3) судя по числу листьев и высоте, снизилась мощность отдельных кустов.

ТАБЛИЦА 4

Влияние частых скашиваний на состав популяций *Anemone fasciculata* L.

Вариант опыта	Число особей на 25 м²	В том числе		В %		Вегетативная фаза		Генеративная фаза	
		генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных	среднее число листьев в кусте	средняя высота куста в см	среднее число листьев в кусте	средняя высота куста в см
Имитация выпаса . . .	93	4	89	4.3	95.7	4	17	5	23
Однократное скашивание в нормальный срок	149	54	95	36.2	63.8	5	21	6	25

Таким образом, данные, приведенные выше, показывают, что состав популяций отдельных видов не является одинаковым, а в сильной степени варьирует от ценоза к ценозу в связи с изменением условий произрастания, обусловленных как естественными причинами, так и деятельностью человека.

Под условиями произрастания, конечно, следует понимать не просто обеспеченность данного местообитания влагой, питательными веществами и пр., а ту среду, которая создается для данного вида под влиянием совместного произрастания с другими растениями. Внесение, например, удобрений в одном опыте не изменило в сколько-нибудь заметной степени соотношения между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях, у *Veronica gentianoides* Vahl., *Betonica grandiflora* W., *Inula glandulosa* W., в то время как распашка, которая нарушила естественный растительный покров и создала условия значительного ослабления конкуренции, привела к весьма значительному увеличению процента участия генеративных кустов (см. табл. 3).

Следует, однако, отметить, что состав популяций для девясила и буквицы на залежи не является нормальным, так как после перепашки выжила лишь часть более жизнеспособных особей, а образование новых особей, повидимому, отсутствовало. Это видно из сопоставления численности особей на лугу и на залежи. Численность особей буквицы и девясила после распашки значительно сократилась. Иное наблюдается у *Veronica gentianoides* Vahl., характеризующейся высокой семенной продуктивностью и в отсутствии конкуренции легко размножающейся семенами. Количество особей вероники на залежи значительно выше, нежели на лугу. Преобладание на залежи особей, находящихся в генеративной фазе, не обусловлено, однако, тем, что они лучше сохранились, нежели вегетативные особи, при перепашке. Это видно из сопоставления численности генеративных особей на лугу и на залежи. Количество их у вероники и у девясила на залежи сильно возросло. Ясно, что это явление в первую очередь связано с отсутствием здесь сомкнутого растительного покрова и слабым выявлением вследствие этого конкуренции с другими растениями. На значение ослабления конкуренции для перехода из вегетативной фазы в генеративную указывают также наблюдения на злаково-разнотравных субальпийских лугах над тем, что значительная часть генеративных особей у *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W. и др. приурочена к местам с нарушенным дерновым покровом (главным образом к кротовинам и к их периферии).

Соотношение между числом особей, находящихся в генеративной и в вегетационной фазах, повидимому, для большей части видов луговых растений хорошо отражает жизненное состояние вида в данных условиях[1]. Большее относительное число генеративных особей характеризует лучшие условия для его произрастания, большую его жизнеспособность. Соотношение между генеративными и вегетативными особями поэтому может служить мерой благоприятности условий произрастания для многих видов, показателем их жизненного состояния. Конечно, жизненное состояние растений характеризуется не только соотношением особей, находящихся в генеративном и вегетативном состояниях, но и мощностью их развития, а также семенной продуктивностью, причем мощность развития отдельных особей характеризуется числом побегов в кусте и их величиной.

Интересно выяснить, существует ли корреляция между этими показателями жизненного состояния.

В табл. 5 приведены данные по семенной продуктивности *Anemone fasciculata* L. для тех же ценозов, для которых определен состав ее популяций.

При сопоставлении их с данными, приведенными в табл. 2 о составе популяций, видно, что полной корреляции между обилием генеративных особей и семенной продуктивностью нет. Это вполне понятно, так как способность давать генеративные побеги и семенная продуктивность определяются не вполне одними и теми же факторами. Из изученных ценозов в «высокотравье», где ветреница имеет наибольшее относительное число генеративных особей, семенная продуктивность ее особенно высока. На остепненном лугу и на лугу с преобладанием *Festuca varia* Haenke, где относительное число генеративных особей у ветреницы меньше, нежели в других ценозах, семенная продуктивность минимальная. На влажном злаково-разнотравном лугу с чемерицей, где по числу генеративных особей (31.7%) ветреница занимает промежуточное положение между вышеперечисленными ценозами, семенная продуктивность (51.5 семян на особь) достигает средних размеров. В остальных ценозах (замшелый луг, злаково-разнотравный луг) такой зависимости нет. На замшелом лугу ветреница имеет относительно высокий процент особей в генеративном состоянии, семенная же продуктивность здесь не высока (27.9 семян на особь).

Семенная продуктивность особи зависит: 1) от количества цветков, развиваемых ею, 2) от числа цветков, давших плоды (плодоцветение)[2], 3) от числа семян в образовавшихся плодах. По данным, приведенным в табл. 5, можно судить, что ветреница здесь обильно цветет и дает значительное количество семян на один плод. Низкая семенная продуктивность ветреницы обусловлена здесь низким процентом плодоцветения. Последнее же зависит не столько от жизненного состояния растений, сколько от условий опыления цветков в период массового цветения, от градобоя и пр., что тесно связано с метеорологическими условиями. Массовое цветение ветреницы в различных местообитаниях проходило в различное время при отличных метеорологических условиях. Этим в значительной степени объясняются большие различия в плодоцветении ветреницы в различных местах. Характерно почти полное совпадение в проценте плодоцветения ветреницы на злаково-разнотравном и злаково-разнотравном с чемерицей лугах. Оба участка расположены в непосредственной близости (на расстоянии не более 100 м) на склоне той же высоты и экспозиции и отличаются друг от друга лишь интенсивностью увлажнения. Несмотря на сходство в

---

[1] В ряде случаев условия, благоприятные для генеративного развития, не совпадают с таковыми для развития вегетативных органов, и жизненное состояние, следуя Раменскому [4], нужно характеризовать двумя показателями соответственно характеру развития генеративных и вегетативных органов.

[2] Термин Л. Г. Раменского.

ТАБЛИЦА 5

Семенная продуктивность *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОЗОВ	Число изученных экземпляров	Число особей, имеющих по 3 генеративных побега	То же в % от общего числа генеративных побегов	Число особей, имеющих по 2 генеративных побега	То же в % от общего числа генеративных побегов	Число особей, имеющих 1 генеративный побег	То же в %	Число цветков на 1 экз.	Число цветков на 1 соцветие	Число семян на 1 экз.	Число семян на 1 соцветие	Число семян на 1 цветок	Число семян на 1 плод	% плодоцветения
1. Южный склон. Остепненный луг	175	—	—	9	5.0	166	95.0	4.3	4.1	14.5	13.9	3.4	5.6	60.2
2. Северный склон. Злаково-разнотравный луг	103	—	—	15	14.5	88	85.5	5.4	4.7	33.5	29.3	6.2	7.7	81.4
3. Северный склон. Злаково-разнотравный луг с чемерицей . .	99	—	—	13	13.2	86	86.8	5.7	4.9	51.5	45.5	9.1	10.7	84.9
4. Крутой южный склон. *Festucetum variae*	121	—	—	20	16.5	101	83.5	6.9	5.1	23.2	20.0	3.9	6.0	65.3
5. «Высокотравье»	93	17	18.3	34	36.5	42	45.2	11.5	6.2	132.7	75.2	12.0	12.7	94.8
6. Замшелый луг	104	3	3.0	32	30.7	69	66.3	7.1	5.2	27.9	20.4	3.9	8.7	49.0

проценте плодоцветения, семенная продуктивность ветреницы на этих участках довольно существенно отличается друг от друга. Из данных табл. 2 и 5 следует, что наиболее ясная корреляция существует между относительным числом генеративных особей и средним числом семян в плоде. И то и другое, повидимому, тесно связано с жизненным состоянием растения в данных условиях.

Для более полного суждения о корреляциях между составом популяций и семенной продуктивностью необходимы, повидимому, многолетние наблюдения, так как семенная продуктивность варьирует по годам.

Не существует также прямой корреляции между составом популяций и средней мощностью особей. Как правило, наибольшей мощности растения достигают в ценозах, где они имеют максимальное относительное число генеративных особей. Но нередко при возрастании мощности особей наблюдается изменение состава популяции не в сторону увеличения, а в сторону уменьшения генеративных особей. Это отмечено, например, в опыте Рупрехта с удобрениями для первоцвета. Внесение удобрений, в особенности NPK, повело к усилению мощности вегетативных органов первоцвета и к одновременному снижению процента генеративных особей. То же отмечается для *Betonica grandiflora* W. при сравнении состава ее популяций на злаково-разнотравном лугу с чемерицей (табл. 1) с составом популяций на замшелом лугу (табл. 3). На замшелом лугу большое число особей находится в генеративном состоянии (это отмечается также и для *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W.). В то же время на злаково-разнотравном лугу как генеративные, так и вегетативные побеги буквицы были более мощно развиты. Температурный режим, условия увлажнения и обеспеченность питательными веществами на злаково-разнотравном лугу с чемерицей более благоприятны. Задернение же, а следовательно и конкуренция между растениями значительно выше, чем на замшелом лугу. Буквица в условиях замшелого луга не в состоянии давать большую вегетативную массу, но благодаря относительно слабо выраженной конкуренции с другими растениями дает большее относительное число генеративных особей, так же как *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W., а возможно и другие виды. Повидимому, соотношение генеративных и вегетативных особей может характеризовать напряженность конкурентных отношений в ценозах.

Приведенные факты указывают на сложность зависимости между отдельными показателями жизненного состояния растений при произрастании их в ценозах.

Выше приводились для отдельных ценозов данные о численности особей, находящихся в генеративном и вегетативном состояниях. Соотношение между этими группами особей не менее характерно для видов, слагающих ценозы, чем их обилие. Установление его углубляет наши знания о ценозах. В еще большей степени это возможно при более полном изучении популяций, поскольку при этом можно установить историю участия отдельных видов в ценозах и на этой основе правильнее понять их. Теоретически можно различать следующие типы популяций:

I. Популяции инвазионного типа. Растение находится в процессе обоснования (приживания) и не завершает в ценозе полного цикла своего развития.

1) Растение встречается лишь в виде всходов, возникших из семян, занесенных извне (всходы погибают в силу неблагоприятных для развития данного вида условий).

2) Растение встречается лишь в виде всходов и в виде взрослых особей, находящихся в вегетативном состоянии (возобновление за счет заносных семян).

а) Переход в генеративную фазу не возможен вследствие неблагоприятных условий.

б) Переход в генеративную фазу не произошел по причине краткосрочности периода инвазии.

II. Популяции нормального типа. Растение полностью заканчивает в ценозе свой жизненный цикл от прорастания до образования семян.

1) Растение находится в оптимальных для генеративного размножения условиях произрастания. Состав популяции характеризуется большим числом генеративных особей.

2) Растение находится в средних условиях произрастания. Состав популяции характеризуется средним числом генеративных особей.

3) Растение находится в мало благоприятных условиях произрастания — малое число генеративных особей.

III. Популяции регрессивного типа (генеративное возобновление растения прекращено).

1) Растение цветет и дает семена, но появляющиеся проростки гибнут, что ведет к отсутствию в ценозе подроста[1].

2) Растение утратило способность цвести и встречается лишь в вегетативной фазе (возможно подразделение по выраженности вегетативного размножения).

3) Растение встречается лишь в виде подземных покоящихся органов или в виде жизнеспособных семян.

На основании приведенных выше материалов можно сделать следующие выводы:

1. Виды, слагающие ценозы, представлены популяцией особей, различных по возрасту, жизненному состоянию, урожайности, реакции на воздействие человека и пр.

2. Виды, слагающие тот или иной ценоз, сильно отличаются друг от друга по составу популяций, в том числе по соотношению между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях.

3. Состав популяций отдельных видов, в том числе и соотношение между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях, сильно варьирует от ценоза к ценозу и в сильнейшей степени зависит от характера культурного воздействия (выпас, внесение удобрений и пр.).

4. Состав популяций, в том числе и соотношение между генеративными и вегетативными особями, может считаться таким же характерным признаком ассоциации, как флористический состав и обилие видов.

5. Соотношение между генеративными и вегетативными особями может служить объективным показателем жизненного состояния вида.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алехин В. В., География растений, Москва, 1938.— [2] Алехин В. В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные, Ученые записки Московского гос. ун-та, вып. 4, 1935.— [3] Богдановская И. Д., К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах, Записки Ленинградского с.-х. ин-та, т. III, 1926.— [4] Раменский Л. Г., Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, Москва, 1938.— [5] Linkola K., Ueber die Dauer und Jahresklassen-Verhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenständen, Acta forestalia fennica, 1935.— [6] Velenovsky Jos., Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II Teil, Prag, 1907.

Институт кормов
Москва

---

[1] Возможен вариант, когда растение цветет, но не дает семян.

T. A. Rabotnov

BIOLOGIC OBSERVATIONS ON SUBALPINE MEADOWS OF NORTHERN CAUCASUS

Summary

1. The species composing coenoses are represented by populations consisting of individuals differing in their age, condition, yielding capacity, response to human activity etc.

2. The composition of plant populations includes: a) Individuals which are in their primary quiescent state (seeds, fruits, vegetative embryos); b) Individuals which are in their virginile state (in the life period from germination of the seeds to sexual maturity); these include sprouts, juvenile plants, individuals which already resemble adult plants but have not reached sexual maturity, c) Mature individuals (both those which have developed generative off-shoots during the season of observation and those remaining provisionally in the vegetative state); d) Individuals in a senile state (i. e. those which have lost their capacity of generative proliferation).

A part of the most depressed adult individuals may be temporarily inable to produce overground growth and remain in a quiescent state in the shape of underground organs.

3. The species composing a coenose differ greatly from one another in the composition of their respective populations, particularly in respect of their ratio of individuals in the generative state to those in the vegetative state.

4. The composition of the population of individual species, including the ratio of individuals in the generative state to those in the vegetative one, varies greatly from one coenose to another and depends to a high degree on the character of cultivation measures (grazing, manuring etc.).

5. The composition of populations, including the ratio of generative and vegetative individuals may be regarded as a no less typical characteristic of an association as its floristic composition and the abundance of species composing it.

6. The ratio of generative individuals to the vegetative ones may be used as an objective index of the life condition of the species.

7. The seed productivity of meadow plants varies greatly from coenose in accordance with the changes in the life condition of the plants.

8. The seed productivity of the plants depends not only on their life condition but also on the conditions of their vegetation (chiefly on the meteorologic ones) during the preceeding year and on the subsequent ripening of the fruits. Judging by our observations on *Anemone fasciculata* L. the annual variations in the seed productivity are determined mainly by the differences in the percentage of fruitful florescence (p. c. of flowers producing fruits).

Б. В. Гроздов

О БРЯНСКОЙ БОТАНИЧЕСКОЙ «АНОМАЛИИ»

B. V. Grozdow

ON THE BRIANSK BOTANICAL «ANOMALY»

(Получено 7. X. 1944)

Козельско-брянская ботаническая «аномалия» занимает весьма интересный ботанико-географический район, очерчиваемый городами: Мосальск, Белев, Севск и Трубчевск. С геоботанической точки зрения она представляет переходную полосу лесной зоны и лесостепи, в лесных ландшафтах которой отмечаются хвойно-широколиственные, хвойные и широколиственные леса (дубравы).

Рассматриваемый район имеет длительную геологическую историю. Ряд геологических эпох оставил здесь свои напластования, главным образом морского происхождения. Наиболее древними слоями, относительно редко выходящими на дневную поверхность, можно считать отложения нижнего отдела каменноугольной системы, так называемые угинские известняки с прослоями глин, перекрытые чехлом измельченного стигмариевого песчаника. Такие напластования выходят на поверхность в Козельском лесхозе. Сверху они прикрыты обычно свитой супесей различного механического состава и заняты лесными фитоценозами типов *Pinetum quercetosum, Pin. corylosum* и *Pin. tiliosum*. Местами каменноугольные отложения непосредственно выходят на дневную поверхность, например у Гремяченской сторожки или в пещере «Чортово Городище», севернее г. Козельска, неся с собой реликты прошлого (*Polypodium vulgare* и ряд своеобразных мхов). Эти места, видимо, никогда не закрывались ледником, даже в эпоху сильных оледенений.

Такое же явление можно наблюдать в г. Брянске и его окрестностях, но с иным комплексом геологических отложений, выходящих на поверхность. Юрские и меловые трансгрессии оставили здесь заметный след. Отложения юры оказались представленными песчано-глинистыми породами с характерной юрской фауной (Фокино, Брянский район).

Несколько раз море наступало на сушу и снова освобождало ее. Но действие этого моря в районе было сравнительно недолгим. Более обширные отложения были оставлены лишь в меловой период [7]. Из напластований нижнего мела можно отметить гольтские темные кварцево-глауконитовые глинистые пески и темноцветные аптские слюдистые глины, перекрытые местами небольшим слоем флювиогляциальных песков. В таких местах преобладают дерново-слабоподзолистые почвы, с приуроченными к ним сложными фитоценозами типов леса *Pinetum corylosum* и *Piceetum quercetosum* (Дендрариум Брянского лесохозяйственного института, Карачижско-Крыловская лесная дача).

Из отложений верхнего мела встречаем сеноманские кварцево-глауконитовые пески с прослоями фосфоритов, перекрытые слоем флювиогляциальных отложений, с песчаными и супесчаными, слабоподзолистыми почвами и фитоценозами с господством дуба (*Querce-*

tum tilieto-pulmonariosum), ели *(Piceetum pirolosum)*, ели и сосны (*Piceetum tiliosum, Pinetum tiliosum*) (Учебно-опытный лесхоз Брянского лесохозяйственного института, Карачижско-Крыловская лесная дача).

К отложениям верхнего мела необходимо отнести сантонские опоки и меловой рухляк. Местами эти породы лишь тонко перекрыты древнеаллювиальными и флювиогляциальными песками. Здесь (Карачижско-Крыловская лесная дача) развиваются сильно- и среднеподзолистые на глинистом элювии опоки почвы, подстилаемые меловым рухляком, с фитоценозами типа леса *Piceetum coryloso-oxalidosum*; почвы перегнойно-карбонатные и перегнойно-карбонатные выщелоченные с фитоценозами при господстве хвойных (*Pinetum evonymosum* и др.) и почвы торфянисто-иловатоглеевые на мергеле (темноцветные) с фитоценозами из черной ольхи, ясеня, ели (*Alneto-Fraxinetum myxta-herbosum*) [9, 10].

Кроме того известны разнообразные фитоценозы, приуроченные к пылеватым суглинкам, подстилаемым или лёссовидными отложениями или делювиальными суглинками, с господством дуба, ясеня (дача Грязна, Козельского района), ели с кленом (Дятьковский лесхоз) и др. Наличие такой разнообразной растительности объясняется также относительно благоприятными климатическими условиями.

По данным метстанции Брянского лесохозяйственного института, климат района можно охарактеризовать кратко как умеренный с среднегодовой температурой +4.7° и температурами самого холодного месяца — января —8.8° и самого жаркого — июля +18.2°. Здесь выпадает 632 мм осадков в год, из коих более половины в вегетационный период. Сам вегетационный период продолжается 180 дней. (6.IV—2.X), а собственно активный вегетационный период 147 дней. В течение этого периода (3.V—26.VIII) средняя суточная температура составляет +16°. Преобладает циклонический характер погоды. Максимум температуры в воздухе достигает +35° и минимум —38°. Безморозный период в воздухе продолжается с 18 мая по 20 сентября.

В целом климат отличается умеренным характером, с достаточным для лесных пород количеством осадков и прочими, относительно благоприятными признаками. Иногда сильные морозы разрушительно влияют на некоторые, более теплолюбивые, широколиственные породы (дуб, лещину), не задевая хвойных (зима 1940 г.)

Надо полагать, что современная лесная растительность в районе «аномалии» сложилась в четвертичное время, на что указывают остатки погребенной растительности, примерно современного типа, найденные в толще лёссов (находки в Лихвине, Тиме и других местах).

В настоящее время в районе отмечено наличие весьма разнообразных фитоценозов и типов леса (до 86) с различными сочетаниями и взаимоотношениями пород. Среди сложных типов леса достаточно назвать типы леса: *Pinetum quercetosum* с дубовым ярусом и богатым подлеском из лещины (Брянский лесной массив, Козельский лесхоз); *Pineto-piceetum corylosum* из хвойных и широколиственных пород с подлеском из лещины (Брянский лесной массив); *Piceetum quercetosum* из ели, дуба, его спутников, с подлеском из лещины; и, наконец, *Alnetum fraxinetum* из черной ольхи, ясеня, вяза, ивы, с подлеском из черной смородины, черемухи и зарослей липы (Карачижско-Крыловская дача, Учебно-опытный лесхоз Брянского лесохозяйственного института).

Видовой состав растений в некоторых фитоценозах района достигает 50. Такой богатый видовой состав в них указывает на сложность структуры и взаимосвязей.

Взаимоотношения пород в районе весьма своеобразны. Особый интерес представляют взаимоотношения ели и дуба. Этому вопросу посвящен ряд работ В. Н. Сукачева [19, 20], Г. Ф. Морозова [13, 14], К. Вестенрика [1], В. П. Тимофеева [21, 22], С. А. Ковригина [9, 10], Н. А. Коновалова [11] и др.

Если в условиях Смоленско-московской гряды ель является безусловно господствующей породой, то в условиях Брянского лесного массива, она, продолжая оставаться в границах своего ареала сильным эдификатором и имея ряд преимуществ перед дубом,— бóльшую теневыносливость, меньшую требовательность к почве, бóльшую способность создавать для произрастающего рядом дуба неблагоприятные условия и т. д.,— местами и временами все же отступает перед ним.

Это явление вытеснения дуба протекает в зависимости от почвенно-грунтовых условий (на глубоких и богатых почвах), от крайности факторов погоды (при засухах), от влияния человека (при проведении сплошно-лесосечных рубок, не отвечающих природе елового леса в связи с ветровалкостью ели), иногда от задержки возобновления ели из-за наличия специфического типа подстилки в широколиственном лесу, которая препятствует укоренению всходов ели, и т. д. Ель отступает в сухие периоды (1938 г.). В нормальные и влажные годы ее экспансия расширяется. В изучаемом районе ель идет особенно далеко к ручьям, где почва достаточно увлажнена проточными грунтовыми водами; здесь она доходит до ручьев, образуя хорошие насаждения с черной ольхой (Учебно-опытный лесхоз Брянского лесохозяйственного института). Самый крайний южный форпост ели отмечен в низинном болотце Знобовского лесного участка, на 30 км южнее г. Трубчевска.

Во взаимоотношении ели с сосной ведущую роль, как это было установлено для Брянского лесного массива А. В. Тюриным [23], играют пожары. Поэтому в более сухих типах леса (*Pinetum vacciniosum*) наблюдается и более ограниченное распространение ели, большее — в черничниках и липняковом типе леса и еще большее — в елово-широколиственном лесу (*Piceetum quercetosum*). Кроме влияния пожаров сказывается влияние богатства и влажности почвы.

Сосна является одной из распространеннейших пород в районе «аномалии». Она приурочивается в основном к древнеаллювиальным и флювиогляциальным отложениям и отложениям современного аллювия по левобережью рек Десны, Болвы и их притоков. Иногда при рубках наблюдается смена сосны дубом с образованием относительно устойчивопроизводных фитоценозов с господством дуба (Знобовской участок Трубчевского лесхоза). В последнем случае на месте высокопродуктивных фитоценозов типа леса *Pinetum quercetosum* возникают из второго яруса дубовые, низкого качества, древостои III бонитета.

О взаимоотношениях дуба и ясеня можно судить по их поведению в даче Грязна, Козельского района. Необходимо отметить здесь активность ясеня (*Fraxinus excelsior*). При сплошных рубках он замещает дуб. Липа ведет себя более устойчиво и или образует в районе небольшие чистые фитоценозы (Людиновский лесхоз) или входит во второй ярус и подлесок хвойных и лиственных лесов. Береза и осина обычно участвуют во временных типах леса, появляясь в результате смены пород при сплошно-лесосечных рубках.

Иногда лиственные породы образуют и коренные типы, как пушистая береза (*Betula pubescens* Ehrh.) на заболоченных местах в типе *Betuletum thelypteriosum*, или черная ольха в припойменных участках.

По мнению некоторых авторов [9, 10], главной причиной отсутствия ели и черной ольхи в заболоченных березняках типа *Betuletum thelypteriosum* является большая недокисленность органического вещества почв в указанном типе. Имеются и другие причины.

В Хинельском лесничестве (около Севска, Брянской области) необходимо отметить своеобразный тип леса *Quercetum frangulosum* [18].

Там же встречается и небольшой участок граба, видимо искусственного происхождения.

Разнообразие и богатство условий произрастания и сложные взаимосвязи между лесными породами, описанные выше, приводят к проявлению значительного формового и внутривидового разнообразия у пород. Этому же содействует длительный период истории развития растительности района «аномалии» и отсутствие в прошлом на части территории ледникового покрова.

В означенном районе имеет место сосредоточение ряда реликтовых растений, как *Ulmus celtidea* Litw. (Брянский район), *Polypodium vulgare* L. (Чортово Городище, Козельского района), *Trapa natans* L. (озера около Жуковки и Брянска), и ряда эндемиков, в том числе эндемиков меловых склонов (*Pinus cretacea* Kalen. и др.) (Карачижско-Крыловская лесная дача).

У обыкновенной ели (*Picea excelsa* Link.) отмечены красно- и зеленошишечная разновидности (лузусы) (*Picea excelsa* v. *chlorocarpa* Purk. и *Picea excelsa* Link. v. *erythrocarpa* Purk.), гладко- и шероховатокорые, ели с различным типом ветвления (гребенчатым, щитковидным и др.), с различного рода шишками, отличающимися по форме (*Picea excelsa* Link. v. *medioxima, Picea excelsa* Link. v. *acuminata* Beck.) (Брянский учебно-опытный лесхоз).

В районе «аномалии» найдены: пирамидальная (*Pinus silvestris* L. v. *pyramidalis*) и ширококронные сосны, индивидуумы с габитусом болотной сосны и с габитусом сосны меловых склонов (*Pinus silvestris* L. v. *cretacea* Kalen.) (Карачижско-Крыловская лесная дача).

Здесь (Брянский массив) отмечены краснопыльниковые сосны (*Pinus silvestris* L. v. *erythranthera* San.), сосны с серебристой хвоей (*Pinus silvestris* L. v. *argentea* Stev.), с корой различной формы и окрашенности и т. д.

У берез отмечены гибридные расы (*Betula pubescens* Ehrh. v. *rhombifolia* Sukacz.) и разновидность с красными пыльниками (*Betula verrucosa* Ehrh. v. *erythranthera* Grozdow) (Учебно-опытный лесхоз, Карачижско-Крыловская лесная дача).

У осины встречена сильно опушенная разновидность *Populus tremula* L. v. *villosa* (Трубчевский лесхоз), а также *Populus tremula* L. v. *longistipulosa* Grozdow (Брянский лесхоз).

У дуба отмечены: *Quercus robur* L. v. *fastigiata* DC. (пойма р. Снежеть, Брянского района), *Quercus r.* L. *v. brevipes* Beck (дендрариум БЛИ), *Quercus r.* L. v. *longipedunculata* Gürke (Брянский район), *Quercus r.* L. v. *praecox* Czern. и *Quercus r.* L. v. *tardiflora* Czern. (Брянский район). Рано- и позднораспускающиеся и цветущие расы обнаружены также у осины, черемухи, бородавчатого бересклета и некоторых других пород. Обнаружены рано- и позднолистопадные и различной окрашенности (осенью) расы у вяза, березы и других видов. В частности у вяза нами отмечены, кроме рано- и позднолистопадных рас, индивидуумы с желтой и фиолетовой расцветками листьев осенью, у берез — с желтой и оранжевой и т. д. У ясеня отмечены экологические расы — кальцефильная (на поймах, Карачижско-Крыловская лесная дача), гидрофильная (в фитоценозах с черной ольхой в Брянском массиве) и мезофитная (дача Грязна, дубравы). В рассматриваемом районе можно также отметить наличие таких интересных растений, как *Ulmus suberosa* Moench. (Карачижско-Крыловская лесная дача), *Salix acutifolia* Willd. v. *tatarica* (берег Десны против Брянска), *Rosa cinnamomea* L. v. *armigerus* Gr. и *Rosa cin.* L. v. *inermis* hort. (пойма р. Десны), *Padus racemosa* Gilib. v. *roseiflora* (пойма р. Снежеть, Брянского района), *Juniperus communis* L. v. *hibernica* Gord. (Ульяновский район), *Evonymus europaeus* L. v. *atrorubens* Gr. (пойма р. Снежеть, дендрариум Брянского лесохозяйственного института), а также различных модификаций, разновидностей и рас, отличимых по форме листьев, плодов, побегам и другим признакам.

Можно также отметить растения с жизненным ритмом и течением фенофаз, не отвечающими современному ритму погоды, — черную ольху с поздним отпадом листьев осенью, вечнозеленые бруснику и зимолюбку (*Chimaphila corymbosa* Pursh.) и др.

В полосе «аномалии» оказались выклинивающимися ареалы ряда пород, как *Cytisus nigricans* L. (Козельский лесхоз), *Genista germanica* L. (Брянский массив), *Evonymus europaeus* L. (Козельск), *Helianthemum nummularium* Mill. (Брянск, Навля), *Ulmus suberosa* Mnch. (Карачижско-Крыловская лесная дача) и др.

У пород, произрастающих в рассматриваемом районе, были встречены некоторые редкие свойства, ограниченно проявляемые в других условиях. У черной ольхи отмечены корневые отпрыски (Карачижско-Крыловская лесная дача, Учебно-опытный лесхоз БЛИ) [5], у летнего дуба отводки в типах леса *Pinetum vacciniosum и Pinetum moliniosum* (Учебно-опытный лесхоз Брянского лесохозяйственного института [13]), у ели — способность быстро оправляться в условиях изменения освещенности и образовать из подроста и второго яруса ценные насаждения (Учебно-опытный лесхоз БЛИ) и др.

Здесь можно рассчитывать на интересные ботанические находки, что уже отмечено в работах В. Н. Хитрово [24], П. Маевского [12], В. Козлова и Б. Гроздова [4], а также на обнаружение ценных ископаемых (Д. Погуляев [15]). Благоприятные климатические и разнообразные почвенно-грунтовые условия, при наличии богатых подстилающих слоев, обеспечивают оптимальные условия для лесных древесных растений.

Благоприятными оказываются и взаимоотношения пород, например, пород подгона — ели на рост сосны, остролистного клена на рост хвойных и т. д. В даче Грязна Козельского лесхоза примесь сибирской лиственницы в культурах приводила к повышению в 1,1—1,4 раза запасов по сравнению с таковыми у чисто ясеневых насаждений [2]. В Людиновском лесхозе можно было выделить целый ряд микроучастков с сосной, где под ее пологом произрастал *Acer platanoides* L. Благоприятное влияние клена сказывалось даже на быстроте роста сосны, а в покрове отмечалось развитие трав-индикаторов повышенного плодородия почв (*Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum* и др.).

Вышеуказанные обстоятельства объясняют высокую продуктивность фитоценозов рассматриваемой территории. Приведем несколько примеров, объединив данные в таблице.

№ п/п	Тип леса	Возраст	Высота (м)	Запас (м³)	Бонитет	Местонахождение
1	*Pinetum coryloso-pulmonariosum*	80	29·5	620	Ia	Учебно-опытный лесхоз Брянского лесохозяйственного института
2	*Pin. coryl.-oxalidosum*	80	31·5	675	Ia	То же
3	*Pin. quercetosum*	80	31·5	715	Ia	Сидоровское лесничество Брянского массива
4	*Piceetum coryloso-pulmonariosum*	80	29	650	Ia	Карачижско-Крыловская лесная дача
5	*Pic. tilieto-pulmonariosum*	80	28	700	Ia	Людиновский лесхоз
6	*Quercetum tilieto aegopodiosum*	80	24	400	I	Дачи Грязна и Дубенка Козельского лесхоза

Урожайность сосны оказалась наибольшей в типе *Pinetum moliniosum* (107%), далее — в типе *Pinetum vacciniosum* (100%), *Pinetum myrtillosum* 85% и *Pinetum tiliosum* (19%), при среднем урожае семян в сосняках-брусничниках 2.02 кг на 1 га [16]. Вес 1 000 штук семян Брянского массива, равный 5,5 га, превышал значительно вес семян сосны под Смоленском (= 4.9 г) [17].

Все это говорит о благоприятных последствиях влияния среды и перекрестного опыления, как это указывалось выше, на рост и плодовитость растений.

Можно сделать также важные выводы о приуроченности к выходам древних отложений нашего основного гуттаперченоса — бородавчатого бересклета (*Evonymus verrucosus* Scop.). Наиболее продуктивная его база в районе «аномалии» приурочивается к гумусированным супесям, расположенным на богатых подпочвах (глауконитовых песках с фосфоритами в Учебно-опытном лесхозе Брянского лесохозяйственного института или коренных отложениях каменноугольной системы — упинских известняках, перекрытых чехлом измельченного стигмариевого песчаника, в Козельском лесхозе и т. д.).

В участке старого соснового леса типа *Pinetum quercetosum* Козельского лесхоза (Оптина пустынь) некоторые стволы старых бересклетов достигали в возрасте 30 лет диаметра 7 см и высоты 4.1 м. Выход сухой коры на 1 га равнялся 5 кг, при средних выходах по лесхозу 1.8 кг, против средних выходов в БССР 0.44 кг и в Татреспублике 1.01 кг [6]. Но среди имеющихся кустов бересклета в районе «аномалии» были найдены не только мощные растения по габитусу и запасам, но и с высоким содержанием (до 33%) гутты в коре корней (Брянский учебно-опытный лесхоз).

В дендрариуме БЛИ на участке с наличием резко меняющихся условий было оставлено несколько кустов найденных нами разновидностей бересклета, отличающихся окраской цветов. В этом случае созданная нами из собранных на данном участке семян культура бородавчатого бересклета в пятилетних посадках имела в среднем у стволов до 50 см высоты и 1.1 см в диаметре у шейки корня. Вес надземной части среднего куста составлял 40.3 г (или 24.1 г воздушно-сухой массы) и вес корней 69,8 г (35 г). В корнях на долю коры приходилось 9.5 г., или 27.1%. Объем корневой системы составил 34.6 дм^3, причем кроме корней поверхностного протяжения имелись и боковые, уходящие довольно глубоко, длиной 42 см. Этому способствовал и тип почти открытой культуры, среди редкой посадки экзотов в дендрариуме Брянского лесохозяйственного института. Сравнивая продуктивность данного участка бересклета с таковой у выросшего в аналогичных почвенных условиях в лесу, мы видим, что в первом случае бересклет развивает в 2.4 раза лучшие по весу стебли и в 9 раз превосходящие по выходам коры корневые системы.

В районе брянской «аномалии» ряд пород характеризуется весьма высокими техническими свойствами древесины: сосна в типе леса *Pinetum moliniosum,* ясень в типе леса *Fraxinetum alneto-myxta-herbosum* (с темноцветных почв, в Карачижско-Крыловской лесной даче), клен остролистный (в Дятьковском лесхозе), сибирская лиственница (в даче Грязна, Козельский лесхоз, и в Шаблыкине Брянской области).

Об этом можно судить по анализам, выполненным инж. П. Н. Хухрянским и приведенным нами в книге «Экзоты Западной области» [4].

Из вышеприведенных фактов можно видеть ясно, что полоса Козельско-брянской ботанической «аномалии» должна привлечь к себе внимание; здесь необходимо развернуть работу по изучению разновидностей древесных растений и получению, путем гибридизации, новых ценных лесных пород. Этот район должен стать местом для сбора семян, особенно с ширококронных и шероховатокорых сосен, с зеленошишечных елей с гребенчатым типом ветвления, с полнодревесных берез (*Betula pubescens* Ehrh. v. *rhombifolia* Sukacz.), с крупношишечной разновидности сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb. v. *macrocarpa* Grozdov), найденной нами в даче Грязна Козельского лесхоза, с высокогуттоносных кустов бересклета (*Evonymus verrucosus* Scop.) Посев семян означенных пород в оптимальных условиях района «аномалии» приведет к созданию весьма ценных насаждений и важной семенной базы, так как имевшиеся в районе насаждения подверглись значительному разрушению в связи с «хозяйничаньем» современных немецких варваров в период оккупации данного района.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вестенрик К., К вопросу о смене ели лиственными (дубом) в Брянском массиве, Труды по лесному опытному делу в России, IX, 1908.— [2] Гроздов Б. В., К вопросу о культуре лиственницы, Лесное хозяйство, 5, 1938.— [3] Гроздов Б. В., К учету культур экзотов в учебно-опытной даче Брянского лесного института, экзоты Западной области, 1935.— [4] Гроздов Б. В., Жилкин Б. Д., Грачев И. Д., Хухрянский П. Н., Экзоты Западной области, 1935.— [5] Давыдов М. В., Черноольховые насаждения Брянского лесного массива, Труды Лесотехнической академии, XXXVIII, 1, 1932.— [6] Данные Лесопроекта о сырьевой базе бересклета в БССР и Татреспублике, 1940.— [7] Даньшин, Геологическое строение и подземные воды г. Брянска, Брянский край, III, 1928.— [8] Дарвин Ч., Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире, 1939.— [9] Ковригин С. А., Опыт изучения зависимости между свойствами почвы и лесной растительностью, Почвоведение, 4, 1937.— [10] Ковригин С. А., К характеристике лесорастительных свойств комплекса перегнойно-карбонатных почв, Почвоведение, 8, 1939.— [11] Коновалов Н. А., Очерк типов хвойно-широколиственных лесов в Брянском лесном массиве, Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, XV, 3, 1936.— [12] Маевский П. Ф., Флора Средней полосы европейской части СССР, 1940.— [13] Морозов Г. Ф., Учение о типах насаждений, 1930.— [14] Морозов Г. Ф., Учение о лесе.— [15] Погуляев Д. И., Геология и полезные ископаемые Западной области, 1935.— [16] Разумов В. П., Плодоношение сосны в Брянском лесном массиве, Труды БЛИ, т. II—III, 1940.— [17] Соболев А. Н., О свойствах лесных семян, Лесной журнал 1—2, 1908.— [18] Соколов С. Я., Краткий очерк типов леса вне Ленинградской группы уч.-оп. лесничеств Ленинградского лесного института, Природа и хоз-во уч.-оп. л-ва Ленинградского Института, 1928.— [19] Сукачев В. Н., Лесные формации и их взаимоотношение в Брянских лесах, Труды по лесному опытному делу в России, IX, 1908.— [20] Сукачев В. Н., Дендрология с основами лесной геоботаники, 1938.— [21] Тимофеев В. П., К вопросу о лесоводственных свойствах ели по наблюдениям в Брянском опытном лесничестве, Брянский край, II, 1927.— [22] Тимофеев В. П., Возобновление ели в елово-широколиственных лесах, Сов. ботаника, 5, 1936.— [23] Тюрин А. В., Основы хозяйства в сосновых лесах, 1925.— [24] Хитрово В. Н., Растительность, Природа Орловского края, 1925.

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

М. И. Котов и Е. Д. Карнаух

О НАХОЖДЕНИИ В СССР НОВОГО АДВЕНТИВНОГО РАСТЕНИЯ — *COLLOMIA LINEARIS* NUTT.

M. I. Kotov and E. D. Karnauch

ON THE FINDING IN THE USSR OF A NEW ADVENTIVE PLANT *COLLOMIA LINEARIS* NUTT.

(Получено 12. VIII. 1944)

Во время пребывания в Башкирском государственном заповеднике на Южном Урале, расположенном в Бурзянском районе, недалеко от границы с Челябинской областью, на хребте Урал-тау, вблизи кордона Сухой Лог, 27 августа 1942 г. мы нашли новое для СССР растение — *Collomia linearis* Nutt. В цвету и с плодами оно росло в большом количестве вблизи сарая, недалеко от большой дороги через Урал в Сибирь. Вместе с ним росли *Matricaria discoidea* D. C., *Axyris amaranthoides* L. и *Senecio vulgaris* L.

Это растение мы долгое время не могли определить за отсутствием соответствующей литературы, так как во «Флорах» и «Определителях» по СССР оно нигде не указано. Удалось его определить только в Киеве, где М. В. Клоков первый нашел его краткое описание у A. Engler в «Die natürlichen Pflanzenfamilien» (T. IV, Leipzig, 1897, S. 48), где сказано, что к роду *Collomia* Nutt. из сем. *Polemoniaceae* относится 18 видов, произрастающих в северо-западной части Северной Америки и в Китае. Правильность определения этого растения нам удалось установить после просмотра гербария Н. Турчанинова, хранящегося в Ботаническом институте Академии Наук УССР. Здесь это растение представлено несколькими экземплярами с этикетками: 1) Palliser's Brit. N. Amer. Expedition. Saskatchewan, coll. E. Bourgeau, 1858 г., 2) Natall (фамилия коллектора не разборчива), 3) America borealis (коллектор не указан).

Эти растения ничем не отличаются от нашего. У G. Hegi в «Illustrierte Flora von Mittel-Europa», Bd. V, 3 T., München, на стр. 2117—2119 указано, что к роду *Collomia* относятся 9 видов, из них 8 произрастают в притихоокеанической части Северной Америки, а один — *C. biflora* (Ruiz. et Pav.) Brand.— в умеренной зоне Южной Америки. В Средней Европе в качестве адвентивных растений наблюдали 4 вида: *C. grandiflora* Dougl. (Hegi дает полное описание этого растения и указывает многочисленные его нахождения в Германии, а также в Богемии, например, в Праге, и в одном месте в Швейцарии), *C. linearis* Nutt., *C. biflora* (Ruiz. et Pav.) Brand. и *C. heterophylla* Hook. О трех последних видах он упоминает только в примечании, в частности о *C. linearis* Nutt. он пишет: «In Mitteldeutschland (Reissberg, Hirschstein, Greiz, Meissen), im Hafen von Ludwigshafen und in der Schweiz bei Solothurn».

Нахождение *C. linearis* Nutt. на Южном Урале представляет большой интерес. Это американское растение появилось здесь в период войны с немецкими фашистами. В это время Урал играл огромную роль в деле обороны СССР, и сюда из Америки шел большой поток различного рода товаров и вооружения. *C. linearis* Nutt. и была занесена в качестве сорного растения. На Урале она нашла подходящие для себя условия, хорошо цвела и плодоносила. Возможно, что это растение удержится во флоре СССР в качестве нового адвентивного растения.

Следует отметить,, что во флоре Башкирии в последнее время появилось много сорных адвентивных растений и в том числе американских: *Amaranthus blitoides* S. Watson, *A. albus* L., *Matricaria discoidea* D. C., *Ambrosia artemisifolia* L. и *A. trifida* L.

Институт ботаники
Академии Наук УССР

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

М. И. Котов

О НАХОЖДЕНИИ В КИЕВЕ АДВЕНТИВНОГО КАРАНТИННОГО СОРНЯКА *AMARANTHUS BLITOIDES* S. WATSON

M. I. Kotov

ON THE FINDING IN THE USSR OF AN ADVENTIVE QUARANTINE WEED *AMARANTHUS BLITOIDES* S. WATSON

(Получено 12. VIII. 1944)

3 августа 1944 г. я нашел вблизи моста у железнодорожной станции Киев-пассажирский *Amaranthus blitoides* S. Watson. Этот карантинный сорняк впервые был найден мною на Украине 26 сентября 1926 г. в Харькове, вблизи пригородных станций Основа, Новоселовка и Липовая Роща, по склонам насыпи железной дороги (М. И. Котов, Новые материалы к флоре Харьковского округа в «Наукових Записках» Харьковской научно-исследовательской кафедры ботаники, Харьков, 1927, стр. 77), и тогда указан как новость для всего СССР. 6 августа 1929 г. я нашел это растение по склонам железнодорожной насыпи в Винницкой области у ст. Гоноровка, а 20 августа 1930 г. я его обнаружил в Ворошиловградской области (б. Старобельский округ) в качестве сорного растения в Лимаревском и Деркульском конном заводе и в окрестностях Беловодска (М. Котов, Про поширення нових адвентивних рослин на Україні, Журнал Інституту Ботаніки Всеукраїнської Академії Наук, № 3, 1934, стр. 99). В августе 1940 г. я его находил на ст. Миллерово Ростовской области. 25 августа 1941 г. оно появилось в г. Харькове. Очевидно за время войны и немецкой оккупации этот вредный карантинный сорняк сильно размножился на Украине и теперь уже появился в Киеве.

Институт ботаники
Академии Наук УССР

ТОМ 30 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1945 № 4
TOME 30 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1945 № 4

Н. В. Павлов

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *LAPPULA* MOENCH., РАСТУЩИХ В КАЗАХСТАНЕ

N. V. PAVLOV

KEY FOR THE DETERMINATION OF THE SPECIES OF GENUS *LAPPULA* MOENCH. GROWING IN KAZAKHSTAN

(Получено 28.II.1945)

Липучка — *Lappula* Moench. (1794), syn. *Echinospermum* Swarz. (1818)

Чашечка почти до основания пятираздельная, венчик с короткой, едва расширенной кверху трубочкой и колесовидным пятидольным отгибом, при основании которого в зеве расположены пять супротивных долям отгиба желтоватых чешуек. Тычинки на коротких нитях, не выдающиеся из венчика; пестик с коротким столбиком и головчатым, цельным или слегка выемчатым рыльцем. Плод состоит из четырех прямостоящих трехгранных орешков, прикрепленных внутренней гранью к срединному столбочку или более или менее сросшихся с ним. Наружная поверхность орешков образует гладкую или килеватую площадку, чаще всего окруженную якоревидными на концах шипиками, сидящими на утолщенном валике по краю площадки, свободными или срастающимися, по нескольку или целиком, в сплошную кайму; реже кайма крыловидная, широкая и прижатая к срединной площадке, а шипики по ее краям или на спинке; в этих случаях шипики иногда без якорьков на верхушке. Шипики сидят обычно в один, реже в два-три ряда, наружные ряды их нередко значительно короче шипиков внутреннего ряда.

Одно-двухлетние, изредка многолетние, травянистые растения с линейными или ланцетными листьями и голубыми или белыми цветками, расположенными на концах стебля и ветвей простыми кистями, сначала короткими и спирально завитыми, а при плодах удлиняющимися и прямыми.

Род насчитывает свыше 30 видов, обитающих главным образом в Средней Азии и Средиземноморье; 2 вида известны в Капской земле Южной Африки. Центром разнообразия является Центральный Казахстан до гор Каратау включительно.

1. Орешки, приросшие к срединному столбочку плода и при созревании не отделяющиеся от него и друг от друга . . . . 2.
— Орешки свободные, не приросшие к срединному столбочку и при созревании легко отделяющиеся от него и друг от друга . . . . 6.
2. Орешки, сросшиеся с срединным столбочком плода своей внутренней гранью, по краям же свободные; шипики их короткие, в виде конических бугорков, которые в несколько раз короче поперечника орешков . . . .
1. Л. игловатоплодная — *L. spinocarpa* (Forsk.) Aschrs.
— Орешки, сросшиеся не только со столбочком плода, но краями и боковыми поверхностями и между собой, так что ими образуется один нераздельный четырехсемянный плодик; шипики орешков длинные, обычно длина их больше поперечника площадки орешков . . . . 3.
3. Все сросшиеся четыре орешка более или менее одинаковы, шипики их при основании расширенные, но не сросшиеся в крыло . . . .
2. Л. ежеплодная — *L. echinophora* (Pall.) O. Ktze
— Орешки плодов неодинаковые; по крайней мере один или два из них несут по краям перепончатое крыло, образованное сильно расширенными и сросшимися основаниями шипиков . . . . 4.
4. Зрелые плоды сидячие или почти сидячие на едва заметных ножках, наружный орешек с широким перепончатым крылом, шипики по краям его и остальных бескрылых орешков всего в числе двух-трех . . . .
3. Л. сидячеплодная — *L. sessilis* (O. Ktze) N. Pavl.
— Зрелые плоды на длинных цветоножках, которые не менее чем в два-три раза длиннее плодов; шипики по краям крылатых и бескрылых орешков в большем числе, от трех до пяти 5

5. Растение жестковолосистое, сероватое; цветоножки отогнутые в разные стороны, в два-три раза длиннее плодов; один-два орешка в плоде более широкие и несут по краям перепончатое крыло; орешки симметричные, расположены на одной высоте; наружная площадка их килеватая и мелкобугорчатая . . .

4. Л. Шовитца — *L. Szovitsiana* (Fisch. et Mey.) Druce.

— Растение почти голое, зеленое; цветоножки резко однобокие, в четыре-пять раз длиннее плодов; только один орешек крылатый и не у всех плодов; орешки сидят косо, так что один из них опускается на цветоножку; наружная площадка их коротковолосистая, но не бугорчатая.

5. Л. оголенная — *L. laevigata* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch.

6. Орешки с шипиками по бокам наружной площадки, расположенными в два-три ряда; иногда наружный ряд их неполный, т. е. шипики его находятся лишь при основании или до половины орешка и по длине значительно короче шипиков внутренних рядов . . . . 7.

— Орешки с шипиками, расположенными всего в один ряд, причем они сидят по краю, бокам орешка или на верхушке или на спинке перепончатого или кожистого крыла, образованного их расширенными и сросшимися основаниями или разросшейся окраиной орешков; иногда шипиков нет совсем или они заменены бугорками. Изредка, например у *L. microcarpa* (Ledb.) Gürke, при основании орешков наблюдается неполный второй ряд из коротких шипиков или бугорков, но тогда он развит обычно не у всех, а только у некоторых орешков на растении . . . . 12.

7. Наружный второй ряд шипиков полный, т. е. расположенный по всему краю орешков; шипики его равны или не более чем в два-три раза короче шипиков внутреннего ряда . . . . 8.

— Наружный второй ряд шипиков неполный, т. е. расположенный обычно лишь при основании или до половины орешка; шипики его в виде мелких бугорков, которые во много раз короче шипиков внутреннего ряда . . . . . 11.

8. Шипики наружного второго ряда равны шипикам внутреннего ряда или немного короче их; шипики сидят чаще в три ряда . . . . 9.

— Шипики наружного второго ряда в два-три раза короче шипиков внутреннего ряда; шипики чаще сидят в два ряда . . . . 10.

9. Шипики внутреннего ряда, сидящие по краям орешков, в полтора-два раза длиннее ширины наружной площадки и у некоторых плодов, чаще всего верхних на стебле, при основании сильно расширенные и сросшиеся основаниями между собой в перепончатую узкую крыловидную окраину . . . .

6. Л. разношипиковая — *L. heterocantha* (Ledb.) Gürke

— Шипики внутреннего ряда равные ширине наружной площади орешка или немного короче ее; у всех орешков свободные, не срастающиеся в крыло и отставленные основаниями друг от друга; шипики сидят чаще в три ряда. . .

7. Л. ежевидная — *L. echinata* Gilib.

10. Однолетник, по большей части, с одиночным стеблем, 20—70 см высотой; орешки по бокам мелко- и тупобугорчатые; шипики их наружного второго ряда в два-три раза короче шипиков внутреннего ряда; шипики сидят чаще в два ряда; столбик не выдается из орешков.

8. Л. неравношипиковая — *L. anisacantha* (Turcz.) Gürke.

— Двух- или многолетнее, дернистое, многостебельное растение высотой 10—30 см; орешки по бокам мелко- и остробугорчатые; шипики их наружного второго ряда в два раза короче шипиков внутреннего ряда; столбик на 1.5—2 мм выдается из орешков.

9. Л. дернистая — *L. subcaespitosa* (M. Pop.) N. Pavl.

11. Шипики внутреннего ряда равны или превышают наибольшую ширину наружной площадки орешка, шипики же наружного второго ряда весьма непохожи на внутренние и представляют мелкие бугорки, которые во много раз короче шипиков внутреннего ряда. Нередко присутствует и третий наружный ряд в зачаточном виде нескольких ничтожных бугорков.

10. Л. однокровная — *L. consanguinea* (Fisch. et Mey.) Gürke.

— Шипики внутреннего ряда редко превышают длиной наибольшую ширину наружной площадки орешка, чаще они значительно короче ее; или на одном и том же орешке они развиты неравномерно: с одной стороны длинные, а с другой очень короткие. Наружные шипики расположены всегда только в один второй ряд, состоящий из очень коротких шипиков или нескольких бугорков при основании орешков.

21. Л. мелкоплодная — *L. microcarpa* (Ledb.) Gürke
var. *tuberculata* (Lipsky) N. Pavl.

12. Шипики всех или некоторых орешков в плоде с сильно расширенными основаниями, срастающимися в более или менее широкое перепончатое крыло, или же сильно разрастаются и образуют кожистую складку, прикрывающую наружную площадку, или чашеобразно окаймляющую ее окраину орешка, а шипики сидят по краям или реже на спинке этих крыльев и складок. . 13.

— Шипики тонкие и узкие, к основаниям слабо расширенные, свободные, часто сидящие на несколько утолщенной, в виде валика, окраине наружной площадки; иногда, при большом их числе, сближенные основаниями, но не сросшиеся ими; изредка шипиков нет совсем или они заменены короткими бугорками . . . . 22.

13. Все орешки плода одинаковые, снабженные крыловидной окраиной . . . . . 14.

— Только один или два орешка в плоде имеют крыловидно разросшиеся окраины, остальные усажены свободными шипиками . . . . 21.

14. Крыловидные выростки орешков сильно загнутые внутрь и прижатые или почти прижатые к наружной площадке, так что прикрывают ее большую часть; шипики иногда сидят не по краям крыльев, а на спинке их . . . . . . 15.

— Крыловидные выростки орешков чашеобразно отклонены от наружной площадки, так что последняя видна вся и служит дном чашеобразного углубления . . . . 16.

15. Крыловидные складки с обеих сторон плотно прижаты к наружной площадке орешков и почти прикрывают ее; площадка и бока орешка голые, гладкие, шипики же совершенно свободные и немногие, обычно по три-четыре с каждой стороны, разъединены основаниями и сидят на спинке крыловидной складки, по выдающемуся, имеющему вид гребешка, килю; цветки голубые.

11. Л. диплоломовидная — *L. diploloma* (Schrenk) Gürke.

— Крыловидные складки, с обеих сторон только отогнутые внутрь, но не прижатые к наружной площадке орешков; бока орешков голые, гладкие, блестящие; наружная площадка по середине с килем, усаженным короткими шипиками с якоревидными верхушками. Такие же шипики, которые много короче ширины крыловидной окраины, сидят по ее краям; цветки белые.

12. Л. крупная — *L. macra* (M. Pop.) N. Pavl.

16. Шипики орешков, хотя бы нижние, длинные; ширина крыловидной окраины, образованной их сросшимися основаниями или разросшейся окраиной орешков, значительно меньше длины свободных окончаний шипиков . . . . . 17.

— Шипики орешков очень короткие, ширина крыловидной окраины во много раз превышает длину их свободной части . . . . 19.

17. Растение мелкое, 4—10 см высотой; орешки его с чрезвычайно разросшейся и утолщенной в виде толстого валика окраиной; шипики толстые, нижняя пара их наиболее длинная и в виде рогов резко отогнутая в стороны; кверху орешка шипики постепенно укорачиваются и отогнуты слабее, самые верхние в виде бугорков.

13. Л. балхашская — *L. balchaschensis* (M. Pop.) N. Pavl

— Растения более крупные, 10—70 см высотой; орешки их с перепончатыми, более тонкими крыловидными окраинами; шипики плоские, тонкие, вверху и внизу орешка не сильно отличающиеся по длине и не отогнутые в виде рогов... 18.

18. Цветоножки и плоды растения косо вверх торчащие, число шипиков по краям крыльев, вокруг наружной площадки, 9—13; ширина крыльев нередко превышает поперечник площадки, но меньше длины свободных окончаний шипиков, реже почти равная ей.

14. Л. окаймленная — *L. marginata* (M. B.) Gürke

— Цветоножки растения отогнуты книзу; плоды поникающие; число шипиков по краям крыльев 20—30, ширина крыльев в несколько раз меньше наибольшей ширины площадки и длины свободной части шипиков.

15. Л. пониклоплодная — *L. deflexa* (Wahl.) Gürke

19. Шипики, сидящие на зубчиках крыловидной окраины орешков или на наружной площадке и по бокам, все или почти все несут на верхушках якоревидные коронки . . . . 20.

— Шипики, заканчивающие короткие зубцы широкой гребенчато-выемчатой крыловидной окраины орешков, без якоревидных коронок на верхушке; число зубчиков, вокруг наружной площадки, 6—10; растение дервистое, многостебельное.

16. Л. гребенчатая — *L. cristata* (Bge) B. Fedtsch.

20. Крыловидная окраина орешков, широкая, перепончатая, превышающая наибольшую ширину наружной площадки и вначале прижатая к ней; края окраины надрезаны на косые вверх направленные треугольные зубцы, которые короче ширины крыла; наружная площадка мелкобугорчатая; растение двухлетнее, дернистое, многостебельное; венчик крупный, 4—5 мм в диаметре, столбик не выдается из орешков.

17. Л. омфаловидная — *L. omphaloides* (Schrenk) B. Fedtsch.

— Крыловидная окраина орешков, узкая, кожистая, во много раз меньше поперечника наружной площадки, с самого начала образования плода блюдцевидно отогнутая, края ее очень мелкозубчатые, почти цельные; наружная площадка орешков плоская, густо усаженная длинными шипиками с якоревидными коронками на верхушке; растение однолетнее; венчик мелкий 1.5—2 мм в диаметре, столбик на 1—1.5 мм выдается из орешков.

18. Л. камнелюбивая — *L. petrophila* N. Pavl.

21. Высокое, 30—90 см высотой, двухлетнее растение; цветки белые; плоды на цветоножках, которые равны или длиннее чашечки; крыловидные выростки

наблюдаются нередко на двух орешках и не у всех плодов; столбик длинный, на 1.5—2 мм выдающийся из орешков.

19. Л. Дробова — *L. Drobovii* (M. Pop.) N. Pavl.

— Низкий, 5—20 см высотой, однолетник с голубыми цветками; плоды сидячие; крыловидные выростки наблюдаются обычно только на одном верхнем в плоде орешке и у всех плодов; столбик короткий, не выдается из орешков.

20. Л. сидячецветковая — *L. sessiliflora* (Boiss.) Gürke

22. Шипики по краям наружной площадки орешка, очень короткие и нередко загнутые внутрь, прижатые к площадке, иногда без лупы почти незаметные; или их нет, они заменены бугорками с якоревидной коронкой или без нее; во всяком случае длина шипиков или бугорков во много раз меньше ширины наружной площадки . . . . 23.

— Шипики по краям наружной площадки, более или менее длинные, длина их не менее половины ширины площадки, чаще же в два раза или более превышает ее . . . . 27.

23. Шипики по краям наружной площадки всегда присутствуют, они очень мелкие, часто без лупы незаметные и всегда загнутые внутрь и прижатые к наружной площадке . . . . 25.

— Шипиков по краям наружной площадки нет совсем или они заменены бугорками с якоревидными коронками на верхушке или без них; если же шипики есть, то они не загнутые внутрь и прижатые к площадке, а прямые, вверх торчащие . . . . 24.

24. Растения, опушенные чаще прижатыми волосками; прикорневые и нижние стеблевые листья узкие, ланцетно- или линейно-лопатчатые; орешки по бокам и наружной площадке густо- и остробугорчатые, площадка обычно с килем, нередко усаженным шипиками или бугорками, заканчивающимися якоревидными коронками; шипики по краям наружной площадки очень мелкие, короткие; или их нет совсем, и края орешка только густо- и остробугорчатые.

21. Л. мелкоплодная — *L. microcarpa* (Ledb.) Gürke
var. *tuberculata* (Lipsky) N. Pavl.

— Растения, опушенные длинными мягкими отстоящими волосками; прикорневые и нижние стеблевые листья широкие, продолговато-яйцевидные или яйцевидные, тупые; орешки по бокам гладкие или почти гладкие, так же как и по наружной площадке, мелкобугорчатые, блестящие; площадка без киля или с едва заметным килем, не усаженным шипиками; шипиков по краям наружной площадки нет совсем [var. *occultata* (M. Pop.) N. Pavl.] или они заменены бугорками, с якоревидной коронкой на верхушке или, чаще, без нее.

22. Л. синайская — *L. sinaica* (A. DC.) Aschrs. et Schweinf.

25. Голое или почти голое зеленое растение, слегка опушенное редкими прижатыми волосками; листья широкие яйцевидные или яйцевидно-ланцетные; незрелые орешки по бокам и наружной площадке мелкобугорчатые; площадка без киля плоская; шипики по краям наружной площадки короткие, но ясно заметные, в числе четырех-семи с каждой стороны, отогнутые внутрь и прижатые к наружной площадке.

23. Л. головатая — *L. glabrata* (M. Pop.) N. Pavl.

— Серебристо или серовато-опушенные растения; листья узкие, линейные или продолговато-линейные; шипики по краям наружной площадки очень мелкие, едва заметные, в числе одного-четырех с каждой стороны . . . . 26.

26. Дернистое, многостебельное, невысокое, 10—30 см высотой, растение, покрытое прижатым серебристым опушением; листья линейные или линейно-лопатчатые, мелкие, венчик шире длины трубочки; столбик очень короткий, не выдающийся из орешков.

24. Л. скальная — *L. rupestris* (Schrenk) Gürke

— Более высокое, 25—55 см высотой, растение с одиночными или несколькими стеблями; опушение отстоящее и более редкое, так что растение зеленое, лишь слегка сероватое; листья линейно-продолговатые, более широкие и длинные; венчик в два раза шире длины трубочки; столбик более длинный, выдающийся из орешков на треть их длины.

25. Л. короткошипиковая — *L. brachycentra* (Ledb.) Gürke

27. Шипики короткие, длина их не менее половины ширины наружной площадки или почти равна ей, иногда едва длиннее или короче ее наибольшей ширины . . . . 28.

— Шипики более длинные, в полтора-четыре раза длиннее наибольшей ширины наружной площадки . . . . 30.

28. Растение сероватое, опушенное прижатыми волосками; шипики по краям наружной площадки орешков почти равны наибольшей ширине наружной площадки или изредка немного длиннее ее, в числе пяти-восьми с каждой стороны; иногда при основании некоторых орешков наблюдается неполный второй ряд коротких бугорков; или орешки асимметричны, т. е. с одной стороны

несут более длинные шипики, а с другой очень короткие; столбик конический, длинный, на 1—1.5 мм выдающийся из орешков.

21. Л. мелкоплодная — *L. microcarpa* (Ledb.) Gürke var *aculeata* (Lipsky) N. Pavl.

— Растения зеленые или серовато-зеленые, опушенные отстоящими волосками; шипики по краям наружной площадки равны или почти равны ее наибольшей ширине; в числе четырех-шести или шести-десяти с каждой стороны, всегда однорядные и симметричные; столбик короткий, не выдающийся или едва, не более чем на 0.5 мм, выдающийся из орешков . . . . 29.

29. Цветоножки при плодах очень короткие, в два раза и более короче плодов; орешки по бокам блестящие, почти гладкие; шипики по краям наружной площадки в числе четырех-шести с каждой стороны; площадка с более или менее выдающимся килем, иногда усаженным короткими шипиками; столбик, не выдающийся из орешков.

26. Л. тонкая — *L. tenuis* (Ledb.) Gürke

— Цветоножки при плодах равные чашечкам или едва короче их; орешки по бокам морщинистые и остробугорчатые; шипики по краям наружной площадки в числе шести-десяти с каждой стороны; площадка плоская, без киля или слегка выпуклая; столбик слегка, не более чем на 0.5 мм, выдающийся из орешков.

27. Л. Редовского — *L. Redovskii* (Hornem.) Greene

30. Листья сверху голые или почти голые, с единичными рассеянными волосками, снизу же, как и все растения, опушенные жестковатыми, утолщенными при основании или сидящими на беловатых бугорках волосками; шипики по краям наружной площадки орешков очень длинные, в три-четыре раза превышающие наибольшую ширину площадки; цветки мелкие, 2—3 мм в диаметре; растение преимущественно песчаное.

28. Л. полугладкая — *L. semiglabra* (Ledb.) Gürke

— Листья с обеих сторон одинаково опушенные; шипики по краям орешков более короткие, в два-два с половиной раза превышают ширину наружной площадки; растения преимущественно степные и горные . . . . 31.

31. Цветки крупные, 6—9 мм в диаметре, отгиб значительно длиннее трубочки; шипики по краям орешков весьма расширенные к основаниям и почти сливающиеся между собой, в числе шести-восьми с каждой стороны, длина их в полтора-два с половиной раза превышает наибольшую ширину площадки; столбик на 0.5—1 мм выдающийся из орешков.

29. Л. крупноцветная — *L. macrantha* (Ledb.) Gürke

— Цветки мелкие, 2.5—5 мм в диаметре; шипики по краям орешков к основаниям слегка расширенные и расставленные друг от друга, длина их обычно в два раза превышает наибольшую ширину площадки, столбик не выдающийся из орешков . . . . 32.

32. Цветоножки при плодах очень короткие, не менее чем в три раза, чаще же в четыре-семь раз, короче чашечки, так что цветки и плоды сидячие в однобочной кисти; прицветники длинные, значительно превышающие плоды и выдающиеся над ними; шипики по краям орешков в числе четырех-пяти с каждой стороны, тонкие, далеко расставленные друг от друга, не менее чем в два раза превышают наибольшую ширину наружной площадки; площадка плоская, без киля.

30. Л. раскидистая — *L. patula* (Lehm.) Aschrs.

— Цветоножки более длинные, при плодах равные или немного короче чашечек; соцветия не однобочные; прицветники равные плодам; шипики по краям орешков в числе шести-восьми с каждой стороны, слегка расширенные к основаниям и сближенные ими; длина их не более чем в два раза превышает наибольшую ширину наружной площадки или иногда равна ей; площадка килеватая со слабым бугорчатым килем.

31. Л. торчащая — *L. stricta* (Ledb.) Gürke

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Подп. к печати 30. VII. 1945 г. Печ. л. 3 Уч. изд. л. 5,75
А20042 Тираж 2000 экз. Заказ 532 Цена 6 руб.
2-я типография Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР, ТОМ 30 (1945) № 4

СОДЕРЖАНИЕ

Н. С. Воронин. К вопросу об эволюции перицикла в корнях растений . . 147

П. А. Генкель и А. А. Шахов. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов 154

Т. А. Работнов. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа 167

Б. В. Гроздов. О Брянской ботанической «аномалии» 178

М. И. Котов и Е. Д. Карнаух. О нахождении в СССР нового адвентивного растения — *Collomia linearis* Nutt. 185

М. И. Котов. О нахождении в Киеве адвентивного карантинного сорняка *Amaranthus blitoides* S. Watson 187

Н. В. Павлов. Ключ для определения видов рода *Lappula* Moench., растущих в Казахстане 188

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS. TOME 30 (1945) № 4

SOMMAIRE

N. S. Voronin. To the question of the evolution of the pericycle in the roots of plants 153

P. A. Henkel and A. A. Shakhov. The ecologic significance of the water regime of certain halophytes 165

T. A. Rabotnov. Biologic observations on subalpine meadows of Northern Caucasus 177

B. V. Grozdow. On the Briansk botanical «anomaly» 178

M. I. Kotov and E. D. Karnauch. On the finding in the USSR of a new adventive plant — *Collomia linearis* Nutt. 185

M. I. Kotov. On the finding in the USSR of an adventive quarantine weed *Amaranthus blitoides* S. Watson 187

N. V. Pavlov. Key for the determination of the species of genus *Lappula* Moench., growing in Kazakhstan 188

Адрес редакции:

Москва, Моховая ул., 9, корпус 8, Московское общество испытателей природы
Редакция Ботанического журнала СССР